

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OBSERVACIONES FENOLOGICAS EN UN BOSQUE
SECUNDARIO PREMONTANO MUY HUMEDO
EN TURRIALBA, COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa Conjunto de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

Magister Scientiae

por

LORENA SAN ROMAN JOHANNING

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
DEPARTAMENTO DE RECURSOS NATURALES RENOVABLES
TURRIALBA, COSTA RICA

1987

DEDICATORIA

A mis Padres
A Federico
A Patricia y Lorena

AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a las personas e instituciones que, de una u otra forma, hicieron posible la conclusión de este trabajo.

Al Dr. Luis Fournier Origgi por su valiosos consejos y decidido apoyo en la dirección de esta tesis.

Al Dr. Gerardo Budowski que, con su gran calidad humana, incentivó la cristalización del presente estudio.

Al MSc. Pablo Rosero y al Dr. Johnn A. Palmer por las valiosas observaciones y permanente asesoría.

Al Biólogo Luis Jorge Poveda por su oportuna e importante ayuda técnica.

Al señor Rigo Ovares por su invaluable ayuda en todo el trabajo de campo.

Al Dr. Waldemar Albertín y al Dr. Alfio Piva que, depositando su confianza en mí, hicieron posible la obtención de las becas de estudios.

Al Gobierno Alemán, por la beca de estudios que me otorgó a través de su Embajada en Costa Rica, y a la Universidad Nacional por el complemento a la misma.

A la Lic. Carmen Villegas del I.I.C.A. - C.I.D.I.A. por la revisión de bibliografía y su colaboración en la mecanografía.

A las señoras Celia de Rojas y Lorena de Murillo, por su amistad y ayuda a lo largo de todos los estudios en el C.A.T.I.E..

Al personal de Cómputo del C.A.T.I.E. por su colaboración.

Al personal de la Biblioteca del C.A.T.I.E., y muy especialmente a la señoras Florita y Addy.

A mis padres y mis hijas Patricia y Lorena por su constante apoyo y paciencia durante mis estudios.

A mi marido Federico, sin cuya colaboración y claro apoyo moral no hubiera terminado esta tesis.

A Ana Luisa Baez, Mercedes Boreggio y Konrad Johanning por su ayuda en la edición de este estudio.

BIOGRAFIA

La autora nació en San José, Costa Rica. Llevó a cabo sus estudios universitarios en la Escuela de Biología y Educación de la Universidad de Costa Rica, obteniendo el título de Profesora de Ciencias Biológicas en 1969 y el Bachillerato en Biología en 1974.

Trabajó como docente a nivel secundario de 1967 a 1969 en los Colegios Saint Clare y Liceo Vocacional Monseñor Sanabria.

De 1970 a 1973 impartió el curso de Fundamentos de Biología en la Universidad de Costa Rica.

En la Universidad Nacional desde 1973 ha impartido los cursos de Fundamentos de Biología, Botánica, Ecología Forestal, Certificado organizativo y de Introducción a las Ciencias Ambientales y actualmente posee la Cátedra de Agrostología y Plantas Tóxicas en la Escuela de Medicina Veterinaria.

En la Universidad se desempeñó también como Asistente Académico de la Vicerrectoría de Investigación, Coordinadora de las Secciones Regionales y Directora de Investigación de la Facultad de Ciencias de la Salud.

Desde 1981 a la fecha es Directora General del Museo Nacional de Costa Rica.

Realizó sus estudios de post-grado en Turrialba, a través del Programa conjunto de la Universidad de Costa Rica - Centro Agronómico Tropical de Investigaciones y enseñanza (U.C.R.-C.A.T.I.E) en los años 1975-76. Cumplió con todos los requisitos para la obtención del grado de Magister Scientiae en 1986.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
RESUMEN.....	xii
SUMMARY.....	xvix
LISTA DE CUADROS.....	xx
LISTA DE FIGURAS.....	xxiii
CUADROS DEL APENDICE.....	xxv
FIGURAS DEL APENDICE.....	xxvi
1. INTRODUCCION.....	1
2. REVISION DE LITERATURA.....	3
2.1 Fenología tropical.....	3
2.1.1 Conceptualización y factores que inter- vienen en los estudios fenológicos....	3
2.1.2 Utilidad de la fenología para el estudio de la comunidad forestal.....	5
2.1.3 Fenología y vida silvestre en la comu- nidad vegetal.....	6
2.1.4 Características fenológicas de los árboles.....	9
2.1.4.1 Brotadura.....	9
2.1.4.2 Caída de follaje.....	12
2.1.4.3 Floración y fructificación...	17
3. MATERIALES Y METODOS.....	24
3.1 Localización del estudio.....	24
3.2 Descripción general.....	24
3.2.1 Clima.....	24
3.2.1.1 Precipitación.....	24

	<u>Página</u>
3.2.1.2 Evaporación.....	30
3.2.1.2 Brillo solar.....	30
3.2.1.4 Radiación calórica.....	30
3.2.1.5 Temperatura.....	31
3.2.1.6 Humedad relativa.....	31
3.2.1.8 Efecto combinado de los parámetros climáticos.....	31
3.3 Suelos.....	32
3.4 Ecología y estructura del bosque.....	33
3.5 Materiales y equipo.....	34
3.6 Descripción del método usado.....	34
3.7 Parámetros medidos.....	35
3.7.1 Período de observación.....	36
3.7.2 Formularios de registro.....	36
3.8 Análisis de la información.....	36
4. RESULTADOS.....	38
4.1 Brotadura.....	54
4.1.1 Brotadura de la comunidad boscosa.....	54
4.1.2 Brotadura de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	55
4.1.3 Brotadura de <u>Cecropia insignis</u> Liebm..	62
4.1.4 Brotadura de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch.....	63
4.1.5 Brotadura de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC.....	69
4.2 Caída de Follaje.....	69
4.2.1 Caída de follaje de la comunidad boscosa.....	69
4.2.2 Caída de follaje de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	74

	<u>Página</u>
4.2.3 Caída de follaje de <u>Cecropia insignis</u> Liebm.....	77
4.2.4 Caída de follaje de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch.....	78
4.2.5 Caída de follaje de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC.....	78
4.3 Floración.....	79
4.3.1 Floración de la comunidad boscosa.....	79
4.3.2 Floración de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	80
4.3.3 Floración de <u>Cecropia insignis</u> Liebm..	83
4.3.4 Floración de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch.....	84
4.3.5 Floración de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC.	84
4.4 Fructificación.....	85
4.4.1 Fructificación de la comunidad boscosa.	85
4.4.2 Fructificación de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	87
4.4.3 Fructificación de <u>Cecropia insignis</u> Liebm.....	89
4.4.4 Fructificación de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch.....	89
4.4.5 Fructificación de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC.....	89
4.5 Periodicidad del comportamiento fenológico de la comunidad boscosa	90
4.5.1 Brotadura.....	90
4.5.1.1 Todo el año.....	91
4.5.1.2 Un período al año mayor de seis meses.....	91

4.5.1.3	Dos períodos al año.....	91
4.5.1.3.1	Dos períodos largos de cuatro a seis meses.....	91
4.5.1.3.2	Un período largo (de cuatro a seis a meses) y uno corto(de uno a tres meses, máximo).	91
4.5.1.3.3	Dos períodos cortos de uno a dos meses..	92
4.5.1.4	Tres períodos al año.....	92
4.5.2	Caída de follaje.....	92
4.5.2.1	Todo el año.....	92
4.5.2.2	Un período al año mayor de seis meses.....	92
4.5.2.3	Dos períodos al año.....	92
4.5.2.3.1	Dos períodos largos de cinco a ocho meses.	93
4.5.2.3.2	Un período largo (de cinco a ocho meses) y uno corto de(uno a tres meses, máximo).	93
4.5.3	Floración.....	93
4.5.3.1	Un período al año.....	93
4.5.3.2	Dos períodos al año.....	94
4.5.3.3	Floración según brotación.....	94
4.5.3.3.1	Floración simultánea a la brotación.....	94
4.5.3.3.2	Floración no simultánea a la brotación..	94
4.5.3.3.3	Floración simultánea y no simultánea a la brotación.....	96

4.5.3.4	Floración según caída de follaje.....	96
4.5.3.4.1	Floración simultánea a la caída de follaje	96
4.5.3.4.2	Floración no simultánea a la caída de follaje.....	96
4.5.3.4.3	Floración simultánea y no simultánea a la caída de follaje.....	97
4.5.4	Fructificación.....	97
4.5.4.1	Un período al año.....	97
4.5.4.2	Dos períodos al año.....	98
4.5.4.3	Fructificación según brotación..	98
4.5.4.3.1	Fructificación simultánea a la brotación.	98
4.5.4.3.2	Fructificación no simultánea a la brotación.	98
4.5.4.3.3	Fructificación simultánea y no simultánea a la brotación.....	100
4.5.4.4	Fructificación según caída de follaje.....	100
4.5.4.4.1	Fructificación simultánea según caída de follaje.....	100
4.5.4.4.2	Fructificación no simultánea según caída de follaje.....	100
4.5.4.4.3	Fructificación simultánea y no simultánea a la caída de follaje.	100
4.5.5	Ausencia de floración y fructificación...	101
4.5.6	Ausencia de floración y presencia de fructificación.....	101

	<u>Página</u>
4.5.7 Ausencia de fructificación y presencia de floración.....	101
4.6 Mantillo de la comunidad boscosa.....	101
5. DISCUSION.....	107
5.1 Comportamiento fenológico de la comunidad.....	107
5.2 Brotadura.....	110
5.3 Caída de follaje.....	112
5.4 Floración.....	114
5.5 Fructificación.....	116
5.6 Periodicidad.....	120
5.6.1 <u>Goethalsia melantha</u>	123
5.6.2 <u>Miconia elata</u>	125
5.6.3 <u>Simarouba amara</u>	126
5.6.4 <u>Cecropia insignis</u>	127
5.7 El caso de <u>Luehea seemannii</u>	128
5.8 Mantillo.....	130
6. CONCLUSION.....	131
7. BIBLIOGRAFIA.....	134
8. APENDICE.....	143

RESUMEN

OBSERVACIONES FENOLOGICAS EN UN BOSQUE SECUNDARIO PREMONTANO MUY HUMEDO EN TURRIALBA, COSTA RICA.

El presente estudio fenológico se llevó a cabo en el CATIE de Turrialba, Costa Rica, en un bosque secundario de 50 a 60 años, en Florencia Sur, e incluyó las 38 especies forestales más abundantes del área.

Los objetivos fueron:

- 1 - Determinar el comportamiento fenológico de algunos componentes del bosque con respecto a los siguientes parámetros: brotación, caída de follaje, floración y fructificación.
- 2 - Relacionar este comportamiento fenológico de las especies con las condiciones del ambiente, en particular los factores climáticos.
- 3 - Determinar la cantidad de mantillo producida en el bosque en relación con los cambios fenológicos y climáticos.

Se marcaron siete árboles de cada especie en orden de aparición y las observaciones se hicieron a intervalos de 15 días por un período de un año.

En la evaluación de los parámetros fenológicos se utilizó la siguiente escala: Si se presentó el fenómeno en un porcentaje de 0 a 25% de la copa del árbol, el valor fue de 1, si se presentó de 25 a 50%, el valor fue de 2, de 50 al 75%, se asignó fue un valor de 3 y, para un parámetro con más de 75% se valoró en 4.

Se obtuvieron los valores fenológicos promedios para la comunidad y se correlacionaron a través de una Regresión Lineal Múltiple con los siguientes parámetros climáticos acumulados o promedios cada 14 días: precipitación, evaporación, brillo solar, radiación calórica, temperatura y humedad relativas. Las observaciones meteorológicas se obtuvieron de la estación del CATIE.

En forma similar se correlacionó el comportamiento fenológico de cuatro especies arbóreas (Goethalsia melantha, Cecropia insignis, Luehea seemannii y Miconia elata) con esos mismos parámetros climáticos.

Se elaboraron dendrofenogramas de cada una de las 38 especies y de la comunidad.

Se recolectó mantillo durante los mismos períodos en diez parcelas escogidos al azar, las cuales se presentaron el 0,0072% del área de estudio; se correlacionó el mantillo con los mismos parámetros climáticos y también mediante una Regresión Lineal Múltiple.

Las correlaciones obtenidas, aunque importantes, deben tomarse con mucha cautela ya que en ellas intervienen el azar estadístico. Además, en el presente estudio, las variables no fueron ortogonalizadas ni se tomaron tampoco en cuenta los valores climáticos acumulados de 1, 3 y hasta 6 meses.

Los resultados obtenidos mostraron que en un bosque secundario premontano húmedo en Turrialba, Costa Rica es de esperar: a) Que en los meses de marzo y agosto se presenten los valores fenológicos mayores de brotación, superiores al

84%. b) Que a fines de octubre y a principios de noviembre se presenten los mayores valores de caída de follaje en la comunidad, ya que el 100% de las especies observadas presentaron este fenómeno. c) Que los meses de marzo y setiembre se presenten los mayores valores de floración, (26% y 15% de las especies, respectivamente. d) Que la fructificación se presente principalmente en dos periodos: el primero comprendido entre los meses de diciembre, enero y febrero (por lo menos de 23% de las especies). Y el segundo durante los meses de mayo y junio (un 24% de las especies).

Con base en el análisis de Regresión Lineal Múltiple, en un bosque secundario premontano húmedo en Turrialba, Costa Rica, se puede concluir que:

- a) La brotación está asociada a un 61% a la precipitación, la evaporación, el brillo solar y la temperatura máxima, las dos primeras positivas y las dos últimas negativas.
- b) La caída de follaje está asociada en un 75%, a la precipitación, evaporación y radiación calórica, presentando las dos primeras tendencias negativas y la tercera positiva.
- c) La floración está asociada en un 42% a la evaporación, temperatura media y la diferencia entre la temperatura máxima y mínima, la primera positiva y las dos últimas negativas.
- d) La fructificación está asociada en un 25,76% a la temperatura mínima, con tendencia negativa.

En este bosque secundario, los fenómenos fenológicos tienden hacia la perennidad mientras que los reproductivos y de dispersión tienden a la anualidad. Cabe por lo tanto esperar que: a) Cerca del 34,2% de las especies tengan brotación anual, y cerca del 39,6% de las especies la tengan perenne; b) Cerca del 36,8% de las especies sean anuales en caída de follaje y cerca del 47,6% sean perennes; c) Cerca del 55,3% de las especies presenten floración anual, y no se perciba floración perenne; d) Cerca del 60,5% de las especies tengan fructificación anual y ninguna durante todo el año.

Palabras Claves:

- Fenología.
- Medio ambiente.
- Factores climáticos.
- Bosque tropical húmedo.
- Dendrofenograma.
- Mantillo.
- Brotación.
- Caída de follaje.
- Floración.
- Fructificación.

SUMMARY

Phenological Observation in a Secondary Tropical Premontane Forest in Turrialba, Costa Rica.

The present research on phenology was carried out in "Florencia Sur", at CATIE, Turrialba, Costa Rica, in a secondary forest about 50 to 60 years old, covering the 38 most abundant tree species found in the area.

The objective of the research were:

1. to determine the phenological behavior of some species in the forest in terms of budding, leaf fall, flowering, and fruiting.
2. to establish the relationship between the phenological behavior of each species and the environmental conditions, specially climatic factors; and
3. to determine the quantity of humus produced in the forest in relation with the phenological and climatic changes.

Seven trees of each species were marked as they appeared. Observations were carried out every two weeks for a period of one year.

In the evaluation of the phenological parameters the following scale was used, according to how widespread the phenomenon appeared in the crown of the trees:

- from 0 to 25% of the crown - Value 1
- from 25 to 50% of the crown - Value 2
- from 50 to 75% of the crown - Value 3
- above 75% of the crown - Value 4

The average phenological values for the community were obtained and correlated along a multiple lineal regression with the subsequent climatic parameters accumulated and averaged for every 14 days: precipitation, evaporation, sunlight, heat radiation, relative temperature, and relative humidity. The meteorological observations were obtained from CATIE's station.

In a similar manner, the phenological behavior of four species (Goethalsia melantha, Cecropia insignis, Luehea seemannii and Miconia elata) were correlated with the same climatic parameters.

Dendrophenograms for each one of the 38 species as well as for the entire community were also elaborated.

Humus was collected for the same periods in 10 different randomized plots, which constituted 0.0072% of the total area studied; the humus was then correlated with the same climatic parameters and along a multiple lineal regression as well.

The correlations obtained, although important, should be interpreted with caution since they are based on statistic probability and the variable used on this research were not orthogonalized. Moreover, climatic values accumulated for one, three and six months were not taken into account.

From the results, one can expect the following phenomena for a secondary premontane wet forest in Turrialba, Costa Rica:

1. The highest phenological values of budding will be found during the months of March and August (higher than 84%);

2. The highest values of leaf fall will be found during the last part of October and the first days of November. All species observed presented this phenomenon;
3. The highest values in flowering will be found during the months of March and September (26% and 15% of the species, respectively);
4. Fruiting will appear mainly in two periods of time:
 - a. during the months of December, January and February (at least in 23% of the species);
 - b. during the months of May and June (24% of the species).

Based on the analysis of multiple regression in a secondary premontane wet forest in Turrialba, Costa Rica, it may be concluded that:

- a. Budding is associated in 61% to precipitation, evaporation, sunlight and maximum temperature, the first two being positive and the remaining two negative;
- b. Leaf fall is associated in 75% to precipitation, evaporation and heat radiation, the first two presenting negative tendencies while the third one is positive;
- c. Flowering is associated in 42% to evaporation, to the average temperature and to the difference between maximum and minimum temperatures, the first one being positive and the last two negative;

- d. Fruiting is associated in 25.75% to the minimum temperature with a negative tendency.

In this type of forest the phenological phenomenon tend to be perennial. The reproductive and dispersion phenomena tend to be annual. Hence one might expect that:

- a. about 34.2% of the species have annual budding while about 39.6% have perennial budding;
- b. about 36.8% of the species have annual leaf fall while 47.6% have perennial leaf fall;
- c. about 55.3% of the species present annual flowering and there is no perennial flowering;
- d. about 60.5% of the species fruit annually, and none throughout the year.

Key Words:

- Phenology.
- Environment.
- Meteorological observations.
- Tropical rain forest.
- Dendrophenograms.
- Humus.
- Budding.
- Leaf fall.
- Flowering.
- Fruiting.

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro No.</u>		<u>Página</u>
1	Resumen de datos metereológicos del C.A.T.I.E., promedios mensuales.....	27
2	Especies con 15 cm o más de D.A.P. observados fenológicamente en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	39
3	Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de la comunidad de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	40
4	Análisis de correlación lineal múltiple de parámetros climáticos y los valores fenológicos de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	43
5	Precipitación, evaporación, brillo solar y radiación de Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978.....	44
6	Humedad relativa, temperatura y diferencia entre temperatura máxima y mínima de Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978.....	53
7	Brotadura por período en un bosque en Turrialba Costa Rica.....	56
8	Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	58
9	Análisis de la correlación lineal múltiple de los valores fenológicos <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.....	60
10	Valores fenológicos promedio de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de <u>Cecropia insignia</u> Liebm.....	63

11	Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de <u>Cecropia insignis</u> Liebm. Y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.....	64
12	Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de <u>Luehea-seemannii</u> Triana & Planch.....	66
13	Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.....	69
14	Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de <u>Miconia-elata</u> (Swartz) DC.....	70
15	Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC. y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.....	71
16	Caída de follaje por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	75
17	Floración por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	82
18	Fructificación por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	88
19	Floración según brotadura y caída de follaje en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	95
20	Fructificación según brotadura y caída de follaje en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	99

21	Totales acumulados porcentuales de mantillo por cada tres meses de observación de las diferentes especies en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	102
22	Peso fresco y seco de las partes vegetativas y reproductivas del mantillo en un bosque en Turrialba, Costa Rica..	104
23	Análisis de correlación lineal múltiple de los parámetros climáticos y el peso seco del mantillo colectado, tanto vegetativo como reproductivo en un bosque de Turrialba, Costa Rica.....	105
24	Sexualidad de las familias a que pertenecen las especies observadas en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	117
25	Sinopsis de la periodicidad fenológica en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	122

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura No.</u>		<u>Página</u>
1	Area del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica, en la cual se encuentran las parcelas de experimentación.....	25
2	Localización del área de estudio en el bosque secundario de Florencia Sur, Costa Rica.....	26
3	Precipitación, evaporación, brillo solar y radiación del C.A.T.I.E., Turrialba, Costa Rica.....	28
4	Temperatura media y humedad relativa del C.A.T.I.E., Turrialba, Costa Rica..	29
5	Valor fenológico de floración, fructificación, caída de follaje y brotación de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	41
6	Dendrofenograma de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	42
7	Precipitación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	45
8	Evaporación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	46
9	Precipitación y evaporación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	47
10	Brillo solar quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	48
11	Radiación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	49

12	Temperatura máxima, media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	50
13	Humedad relativa media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978.....	51
14	Diferencia entre temperaturas máximas y mínimas quincenales en Turrialba, Costa Rica de agosto, de 1977 a julio de 1978.....	52
15	Período de brotación de las especies observadas de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	57
16	Dendrofenograma de <u>Goethalsia meiantha</u> (Donn. Smith) Burret.....	59
17	Dendrofenograma de <u>Cecropia insignis</u> Liebm.....	65
18	Dendrofenograma de <u>Luehea seemannii</u> Triana & Planch.....	67
19	Dendrofenograma de <u>Miconia elata</u> (Swartz) DC.....	72
20	Período de la caída de follaje de las especies observadas de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	76
21	Período de floración de las especies observadas un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	81
22	Período de fructificación de las especies de un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	86
23	Producción de mantillo, durante un año en un bosque muy húmedo de premontano en Turrialba, Costa Rica	106
24	Representación esquemática de cuatro procesos fenológicos en una planta hipotética.	108

CUADROS DEL APENDICE

<u>Cuadros</u>		<u>Página</u>
1A	Formulario de registro.....	144
2A	Total de especies con al menos un individuo con más de 15cm de D.A.P. en un bosque secundario muy húmedo de premontano en Turrialba, Costa Rica, de 3.5 Ha.....	145
3A	Valores fenológicos promedio de brotación, caída de follaje, floración y fructificación de 34 especies observadas en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	146
4A	Frecuencia del mantillo de las diferentes especies en un bosque en Turrialba, Costa Rica.....	147

FIGURAS DEL APENDICE.

<u>Figura No.</u>		<u>Página</u>
1A	Precipitación quincenal en Turrialba, Costa Rica de junio de 1976 a julio de 1978....	148
2A	Evaporación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978...	149
3A	Brillo solar quincenal en Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978...	150
4A	Radiación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978...	151
5A	Temperatura máxima, media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978.....	152
6A	Humedad relativa media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1976 a julio de 1978.....	153
7A	Dendrofenograma de <u>Botocarpus costaricensis</u> Stanl. & L Wms.....	154
8A	Dendrofenograma de <u>Brosimum terrabanum</u> Pittier.....	154
9A	Dendrofenograma de <u>Castilla elastica</u> Cerv.....	155
10A	Dendrofenograma de <u>Cecropia obtusifolia</u> Bertolini.....	155
11A	Dendrofenograma de <u>Celtis schippii</u> Standley.....	156
12A	Dendrofenograma de <u>Chrysophyllum</u> sp.....	156
13A	Dendrofenograma de <u>Clethra mexicana</u> A.DC..	157
14A	Dendrofenograma de <u>Cardia alliodora</u> (Ruiz & Pavón) Cham.....	157
15A	Dendrofenograma de <u>Croton schiedeanus</u> Schiech.....	158

16A	Dendrofenograma de <u>Eupatorium pittieri</u> Klatt.....	158
17A	Dendrofenograma de <u>Guarea microcarpa</u> C.DC...	159
18A	Dendrofenograma de <u>Hasseltia floribunda</u> HBK.....	159
19A	Dendrofenograma de <u>Hirtella trianda</u> Swartz.....	160
20A	Dendrofenograma de <u>Inga densiflora</u> Benth....	160
21A	Dendrofenograma de <u>Inga punctata</u> Willd.....	161
22A	Dendrofenograma de <u>Jacaranda copaia</u> (Aubl.) D. Donn.....	161
23A	Dendrofenograma de <u>Lacistema aggregatum</u> (Berg.) Rusby.....	162
24A	Dendrofenograma de <u>Miconia borealis</u> Gleason.....	162
25A	Dendrofenograma de <u>Ocotea cooperi</u> C.K. Allen.....	163
26A	Dendrofenograma de <u>Ocotea dendrodaphne</u> Mez..	163
27A	Dendrofenograma de <u>Ocotea nicaraguensis</u> Mez.	164
28A	Dendrofenograma de <u>Ocotea</u> sp (ira café).....	164
29A	Dendrofenograma de <u>Ocotea</u> sp (quizarrá verde).....	165
30A	Dendrofenograma de <u>Phoebé acuminatissima</u> Lundell.....	165
31A	Dendrofenograma de <u>Pourouma aspera</u> Trécul.....	166
32A	Dendrofenograma de <u>Protium costaricense</u> (Rose) Engler.....	166
33A	Dendrofenograma de <u>Pseudolmedia malacocarpa</u> Standl. et L. Wms.....	167

<u>Figura No</u>		<u>Página</u>
34A	Dendrofenograma de <u>Rollinia microsepala</u> Standl.....	167
35A	Dendrofenograma de <u>Simarouba amara</u> Aubl.....	168
36A	Dendrofenograma de <u>Sarcoëa</u> sp.....	168
37A	Dendrofenograma de <u>Tapirira brenesii</u> Standl.....	169
38A	Dendrofenograma de <u>Unonopsis</u> aff. <u>panamensis</u> R.E. Fries.....	169
39A	Dendrofenograma de <u>Virola koschnyi</u> Warb.....	170
40A	Dendrofenograma de <u>Virola sebifera</u> Aubl.....	170

1. INTRODUCCION

La fenología estudia los eventos biológicos periódicos y su relación con los cambios climáticos estacionales, estos estudios son esenciales para la comprensión ecológica y evolutiva del bosque tropical (23,25)

Las fluctuaciones climáticas desempeñan un papel importante en el equilibrio del bosque, y desde el punto de vista ecológico, los factores climáticos como temperatura, humedad, precipitación y radiación, son sin duda de mayor importancia que los factores edáficos, aunque no por ello, deban estos últimos ser dejados de lado al analizar una comunidad dada (23,6).

En Costa Rica, hasta el presente, se han llevado a cabo varios estudios en este campo. Frankie et al., realizaron un estudio comparativo entre el comportamiento fenológico de dos bosques, uno en el trópico húmedo y otro en el trópico seco (43); Fournier y Salas (34) observaron el comportamiento del bosque tropical húmedo en Ciudad Colón; Ortíz (83), realizó investigaciones en la zona de Cataratitas, San Ramón.

Es deseable analizar más a fondo el comportamiento fenológico de las diferentes comunidades, pues su conocimiento puede contribuir a formular planes de manejo más adecuados a las comunidades forestales tropicales, ya sea desde el punto de vista silvicultural, recreativo, turístico, científico, educativo como para programas de conservación. En la actualidad en Costa Rica muy poco se sabe sobre las épocas de reproducción de las diferentes especies arbóreas, la fauna nativa asociada y las cadenas alimenticias vinculadas con las comunidades forestales.

El presente estudio pretende aportar una contribución en los estudios fenológicos de una comunidad forestal tropical de nuestro país y tiene los siguientes objetivos:

1.- Determinar el comportamiento fenológico de algunos componentes del bosque con respecto a los siguientes parámetros:

- Floración
- Fructificación
- Caída de follaje
- Brotadura

2.- Relacionar el comportamiento fenológico de las especies con las condiciones del medio ambiente, en particular los factores climáticos.

3.- Determinar la cantidad de mantillo producida en el bosque en relación a los cambios fenológicos y climáticos.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Fenología tropical

2.1.1 Conceptualización y factores que intervienen en los estudios fenológicos.

La fenología es la ciencia de los eventos periódicos y su relación con los cambios estacionales (23). Los organismos responden a los cambios ambientales, comportándose de ciertas formas en cada ocasión, por lo que ellas pueden ser consideradas indicadores de éstos. Puede enfocarse como la fenología de un individuo, de una población o de una comunidad.

Las especies vegetales de las regiones tropicales, al igual que las regiones templadas, presentan oscilaciones periódicas de crecimiento, floración, fructificación, caída de follaje y brotación, pero, como los climas tropicales son considerados no estacionales por algunos autores, existió hace algunos años la duda de cuáles son los factores que controlan la periodicidad. En áreas tropicales sujetas a períodos estacionales secos, se observa una correlación entre la periodicidad de crecimiento y las lluvias, pero en regiones con una precipitación relativamente bien distribuida la situación es más confusa (3).

Según Richards (91), el principal factor externo regulador de la periodicidad rítmica de la vegetación tropical es la estación seca, la cual influye mucho más que la temperatura como sucede en zonas de climas con alternancia de períodos fríos (invierno) y calientes (verano).

Esta periodicidad en la vida vegetal no es exacta ni constante, pues puede variar un poco de año a año, pero cada especie vegetal, tiene un óptimo con relación al complejo climático de un año, el cual puede verificarse a través del comportamiento del mayor número de plantas.

Los fenómenos periódicos en plantas tropicales son frecuentemente atribuidos a procesos internos inherentes a ellas, independientemente de los factores externos. En el banano, cada pseudotallo tiene su propio ciclo de crecimiento produciendo su inflorescencia después de un cierto número de hojas, momento en el cual se reduce en parte el crecimiento vegetativo (3).

Rowe (95) indica que en zonas templadas hay una amplia evidencia de que la fenología de los árboles y otras plantas en la primavera no es simplemente una respuesta al clima. El tiempo de apertura de los botones y otros cambios, se ven afectados por su posición en la planta, por la edad, el sexo y los factores hereditarios que interaccionan con la temperatura y la luz.

Otras investigaciones en este campo han analizado los cambios fenológicos de una sola especie a través de la relación planta-clima (14,35). Otros autores han tratado de observar y analizar los cambios fenológicos a nivel de comunidad (13,25,34,79).

Se han hecho muchos otros estudios sobre especies caducifolias y muy poco sobre árboles perennes y de crecimiento discontinuo, en los cuales también se presentan los cambios periódicos aunque aparentemente no tan marcados (3).

En un ecosistema, una investigación fenológica ideal requiere en primera instancia, una área relativamente no perturbada que incluya el mayor número de especies representativas de la zona, afirmación que es discutible, ya que, dependiendo de los fines de cada estudio, ésto puede ser válido o no.

Las observaciones deben hacerse durante varios años para determinar la variación anual de las diferentes especies de la comunidad y poder establecer su periodicidad, especialmente en los bosques situados en climas con estaciones poco definidas (43).

2.1.2 Utilidad de la fenología para el estudio de la comunidad forestal.

Con base en los cambios fenológicos, se puede analizar la organización biológica de comunidades y ecosistemas.

Los estudios fenológicos pueden ser utilizados como base para posteriores investigaciones sobre interacciones planta-animal, como polinización, dispersión, depredación, etc., siendo todo ello de gran importancia para la reproducción de la planta y alimentación de los animales (43,62,32).

Estos patrones de periodicidad reflejan la distribución anual de los diferentes tipos de alimentos disponibles en la comunidad como polen, néctar, follaje, frutos y semillas. Con base en esto es posible realizar investigaciones zoológicas periódicas, con el fin de determinar qué grupo de animales están presentes en ciertas épocas del año en determinados árboles o plantas, los cuales pueden facilitar los estudios para establecer categorías de acuerdo a la floración, fructificación, caída de follaje y brotadura (56).

2.1.3 Fenología y vida silvestre en la comunidad forestal.

Los conocimientos fenológicos de una comunidad pueden determinarse si existe o no sincronización entre la floración y los polinizadores, y determinar qué factores florales específicos pueden influir en el comportamiento de polinización.

Lo ideal y que a menudo se presenta, es que las diferentes especies de una comunidad dada florezcan en diferentes épocas, de manera que, si varias de ellas poseen el mismo polinizador, no se presente una situación de competencia por polinizadores, aunque de hecho esta última situación es factible (62).

Por ejemplo, en el bosque seco de Costa Rica se encontró que la mayoría de las plantas del sotobosque florecen antes o inmediatamente después del período de floración de los árboles, las enredaderas y algunas hierbas florecen durante toda la estación lluviosa, lo que minimiza el traslape de floración (43).

Los análisis fenológicos de una comunidad vegetal son de gran importancia en los trópicos debido a que gran cantidad de árboles en estas zonas son dioicos y muchos que morfológicamente son monoicos presentan alogamia, lo que demanda un mayor número de polinizadores. Así, los estudios fenológicos y de comportamiento de los polinizadores en una comunidad son complementarios (6,45).

En el proceso sucesional de una comunidad vegetal existe una estrecha coevolución entre plantas y animales. Ejemplo de ello es el estudio que se llevó a cabo en Trinidad, en el cual se analizó la relación entre pájaros frugívoros y los árboles del género Miconia del cual se alimentan, observándose claramente una evolución recíproca, factor importante en la evolución de todo ecosistema (11).

Allen (2) sugiere que una secuencia en la floración y la fructificación provee una cantidad de comida constante a los polinizadores y otros visitantes, lo cual parece correcto y adecuado enfocado desde el punto de vista energético. Sin embargo, se han observado floraciones no sincronizadas en Panamá (25) y en Tanzania (13).

En los bosques húmedos de Costa Rica se encuentran cuatro especies del género Guarea (Meliaceae) con períodos diferentes de floración, tal vez para obviar la competencia por polinizadores. En suma, la fenología ayuda a conocer las bases de la competencia entre polinizadores y los factores que los mantienen (43).

Con la ayuda del comportamiento fenológico de las especies, se puede investigar con mejores bases el impacto productivo de los frutos que son comidos y su importancia en el nivel de organización de la comunidad y el ecosistema.

En la isla de Barro Colorado en Panamá, Smythe (98) determinó el período de fructificación de las especies de frutas con semilla pequeña que al pasar a través del aparato digestivo de los animales, maduran en forma secuencial a lo largo de todo el año, de manera que los agentes de dispersión son utilizados completamente con un mínimo de competencia. Frutos con semillas grandes, entre las cuales existe mayor peligro de ser dañadas, la fructificación sincronizada entre especies asegura que algunos no sean deteriorados, especialmente, cuando los diseminadores entierran los frutos, como lo hace el aguti o tepescuintle (Dasyprocta sp), animal que no siempre consume todo el fruto, teniendo algunas semillas la posibilidad de germinar.

En Costa Rica, Frankie et al. (43) concluyen que en bosques húmedos con 161 especies de árboles, 39 dan frutos, la mayoría carnosos, en cualquier época del año; sin embargo, en setiembre y octubre hay un aumento en la fructificación de los árboles, tanto en el dosel superior como en el inferior.

La periodicidad de la vegetación se observa a través de los cambios en la floración, la fructificación, la caída de follaje, la brotación y el crecimiento del cambium, fenómenos todos relacionados entre sí, pero cuya investigación debe hacerse separadamente y cuyo comportamiento varía según la especie.

2.1.4 Características fenológicas de los árboles.

2.1.4.1 Brotaduras o producción de hojas nuevas.

Entre las especies forestales se encuentran árboles que producen hojas continuamente y se denominan perennifolios, y otros que en ciertos momentos paralizan la producción de hojas quedando sin ellas, en este último caso, son caducifolios, y solamente vuelven a producir hojas nuevas después de que todas las hojas viejas hayan caído. Existen también los estados intermedios, dependiendo de la especie y el hábitat en que se encuentren. Alvim (3) observa que la periodicidad de producción de hojas es más evidente en árboles de crecimiento discontinuo, como sucede en zonas tropicales con una época seca definida.

Desde el punto de vista entomológico, los períodos de mayor brotadura son críticos positiva y negativamente, debido a que los tejidos poseen gran cantidad de agua siendo por ello más apetecidos por los insectos. Sin embargo, también aumenta la producción de sustancias secundarias tóxicas lo que lleva a una situación balanceada (30,51,90); fenómeno que se da en árboles de bosques primarios, pero poco en árboles de bosques secundarios. Las razones de ésta periodicidad son en parte debidas al ambiente y otras de origen inherente a la planta. Algunos han tratado de establecer las posibles relaciones entre la periodicidad de las hojas y los factores del ambientales, fide Alvim (3). En el cacao, la producción de hojas parece estar correlacionada en parte con la humedad ambiental ya sea por la existencia de un período seco después de la estación lluviosa, o viceversa. Se

observó también que si la temperatura alcanza valores superiores a $20,3^{\circ}\text{C}$, las yemas latentes son inducidas a crecer. Alvim (3), con base en las investigaciones llevadas a cabo en Costa Rica, indica que un mecanismo termoperiódico induce al crecimiento de las yemas; la temperatura debe ser relativamente alta durante el día y baja durante la noche, o sea, cuando la oscilación sea superior a 9°C .

Menciona también Alvim (3) que Piringer y Downs han demostrado que el cacao en plantaciones es muy sensible a la fotoperiodicidad y que es posible que, en condiciones tropicales la brotación sea controlada principalmente por la radiación, siendo entonces algo casual la correlación existente con la variación de la temperatura, pues días más largos favorecen el crecimiento y los más cortos lo reducen.

Njoku (81) indica, en su estudio en Ibadan, Nigeria, (latitud $7^{\circ} 26'\text{N}$), que al no existir correlación entre la precipitación y la producción de hojas, la periodicidad en la vegetación debe ser controlada por otros factores ambientales, como la temperatura y la duración del día o por otro factor externo.

Alvim (3) indica que en Sao Paulo, Brasil (latitud 25°S) el mango (Mangifera indica) no produce hojas cuando los días son cortos, también observó este comportamiento en Costa Rica (latitud 10°N) en el cacao, el cual no produce hojas en los períodos de días cortos, específicamente de noviembre a enero.

Daubenmire (29), en Cañas, Guanacaste (Costa Rica) donde las lluvias comienzan hasta mediados de

mayo, observó que el 70% de los árboles mostraron intensa brotación en los últimos días de abril, antes de que la humedad del suelo bajara a más de 30cm de profundidad, valor en que se había mantenido todo el verano, o sea, que las especies estudiadas presentaron su mayor brotación después del período seco más largo, y sólo la mitad mostró brotación después del veranillo*. Parece así claro, que la deficiencia de humedad en el suelo, no es un factor de fuerza necesario para la producción de hojas nuevas en la estación seca. Sin embargo, no se puede generalizar ya que otros autores como Hardy (53) relacionaron los movimientos de nutrimentos y agua del suelo con fenómenos de brotación y fructificación.

Entre otras experiencias, la temperatura no parece ser la causa del inicio de la brotación a comienzo del mes de febrero o su conclusión al inicio de mayo, sino que ésta parece relacionarse más con el largo del día, ya que a una latitud de $10^{\circ}28'N$, hay una variación en el período de duración del día de aproximadamente 1 hora y 12 minutos (20,29).

En Varanasi, India, los bosques caducifolios brotan a fines del tiempo más seco y caliente del año, inmediatamente antes de que se inicien las lluvias monzónicas (29).

* Ver p.20 para más detalles sobre el veranillo.

Es interesante notar que los pastos tropicales brotan también antes de que se inicie la estación lluviosa. Se atribuye esta brotadura antes de las lluvias a un aumento de la temperatura (43), afirmación que aún no ha sido probada.

2.1.4.2 Caída del follaje.

La caída de las hojas es de gran importancia debido al papel que juega en el ciclo de la elaboración de nutrimentos de las plantas, dentro del ecosistema (54).

La mayoría de los investigadores consideran como perennifolias aquellas especies vegetales que conservan un número apreciable de hojas durante todo el año y especies caducifolias las que quedan prácticamente sin hojas, aunque sea por poco tiempo (91).

El fenómeno de la caída de las hojas, está relacionado con la periodicidad de la abscisión foliar en algunas especies. Las plantas con hábito de crecimiento continuo generalmente no tienen una periodicidad marcada y el fenómeno parece ser apenas una función de edad de la hoja.

Las plantas perennes con crecimiento discontinuo presentan un ritmo de caída de las hojas que va de acuerdo con la renovación foliar, que ocurre simultáneamente con el crecimiento de las nuevas hojas unos días antes de este y en algunas especies, después que las hojas nuevas han alcanzado su máximo de crecimiento (91).

La ocurrencia simultánea de la caída y producción de las hojas en las plantas perennes de crecimiento intermitente, parece sugerir que existe una competencia por alimento y por fitohormonas entre las hojas viejas y jóvenes, en cuyo caso el mecanismo interno sí estaría relacionado con la abscisión foliar (3). Es muy posible que no sea ésta la causa primordial que induce a la producción de hojas, sino además deberán considerarse los factores externos.

Los árboles típicamente caducifolios desprenden sus hojas antes de que broten las nuevas, permaneciendo sin hojas por un período de semanas y hasta de meses. Sin embargo, la variación de los árboles en zonas tropicales es tan grande, que se torna difícil diferenciar entre especies de hojas perennes y caducas.

En el bosque húmedo tropical, sin una estación seca bien marcada, las hojas caen y se pudren continuamente durante todas las épocas del año. En cambio cuando hay una estación seca definida, las hojas caen en forma sincronizada durante ese tiempo y comienzan a descomponerse al inicio de las lluvias.

Algunas veces el cambio de hojas ocurre simultáneamente con la floración, como lo menciona Alvim (3), donde posiblemente además de los factores mencionados también hay competencias internas por nutrimentos. Ejemplos de esto son Erythrina sp, Jacaranda mimoseifolia, Tabebuia barbata, Chorisia speciosa, Lecythis usitata, etc.

Sin embargo, no todos los árboles tropicales siguen esta norma, otros florecen de dos a cuatro meses después de formadas las nuevas hojas, como Bridelia

retusa, Lagerstroemia flos-reginae, Cassia fistula, etc; y otras veces la caída del follaje comienza antes de que la planta comience el período de floración (67)

En Trinidad, Beard (11) encontró que, entre los árboles caducifolios, cerca del 50% florecen aún cuando poseen hojas, y fructifican cuando las pierden; aproximadamente un 25% florecen cuando están sin hojas y fructifican en la misma estación o en la siguiente. El otro 25% florece en la estación seca, estando los árboles defoliados y fructificados en la estación húmeda siguiente.

Janzen (65) indica que por lo menos dos factores externos deben reconocerse como estrictamente asociados a la caída de las hojas en los trópicos: deficiencia de agua y días cortos. La influencia de la deficiencia de agua se observa claramente en climas con una estación seca en donde predomina una vegetación caducifolia, como sucede en Rangoon (Birmania) y Sakoto (Nigeria), etc. En el Noroeste de Brasil donde es muy seco, prácticamente todas las especies pierden su follaje durante la estación seca y producen nuevas hojas rápidamente después de las primeras lluvias (65). El porcentaje de especies caducifolias disminuye a medida que el clima se torna más húmedo, pero el cambio de las hojas ocurre invariablemente durante el período seco (3), afirmación que no es aplicable en todos los ecosistemas.

Koriba (67) en Singapur, en una área con lluvias frecuentes, observó que las especies pierden sus hojas después de períodos secos relativamente cortos, algunas veces dos o tres veces en un año. Sin embargo, hace notar también que muchas especies cambian sus hojas independientemente del período seco.

Fournier y Camacho (36) en Costa Rica, en un estudio sobre producción y descomposición del mantillo en un bosque de premontano húmedo de crecimiento secundario, observaron que la acumulación de mantillo es mayor durante la estación seca (de noviembre a principios de mayo) debido a que los árboles dominantes son caducifolios y que otras especies del bosque pierden buena parte de su follaje durante este período.

Si comparamos el comportamiento de una misma especie en diferentes latitudes hacia el Sur y Norte del ecuador terrestre, notamos la gran influencia de la duración del día, en ellas. En Paradeniya, Sri Lanka, que está a 7°N del ecuador terrestre, los árboles de Hevea brasiliensis, Bombax malabaricum, Manihot glaziovii, Erythrina velutina, pierden sus hojas entre diciembre y marzo. En Bogor (latitud 7°S), Java, estas mismas especies pierden sus hojas entre junio y agosto.

Hevea brasiliensis y Erythrina sp. pierden sus hojas de enero a marzo en Costa Rica (latitud 10° N), de julio a setiembre en Perú (latitud 10° S) y en Bahía Brasil, (latitud 15°S)(3).

En latitudes con pequeñas diferencias estacionales en cuanto al período del día, la caída de las hojas ocurre comúnmente cuando los días son más

cortos, lo que sugiere la presencia de un mecanismo foto-periódico semejante al observado en plantas caducifolias de regiones templadas (3).

En Singapur, muy cerca del ecuador, donde el día es prácticamente uniforme todo el año, muchos árboles conocidos como estacionales en regiones apartadas del ecuador, se tornan no estacionales y mudan sus hojas a intervalos irregulares mayores o menores según el año, por ejemplo se puede citar: Ficus variegata, Cassia fistula, Hevea brasiliensis, Cedrela glaziovii, etc. Así, Alvim (3) considera que sería interesante determinar si la caída de las hojas en áreas ecuatoriales como Singapur, muestra alguna correlación con el decrecimiento de la radiación solar. No todas las plantas tropicales pierden sus hojas en el período de días cortos, pues en Lima (latitud 12°S) Jacaranda mimoseifolia, cambia sus hojas en diciembre y enero cuando los días son más largos; la floración también ocurre en este período, por lo que es posible que los días largos sean necesarios para la floración de esa especie y que el cambio de las hojas se deba al fenómeno interno de competencia por alimento y hormonas ya mencionadas.

Basado en las observaciones hechas en Cañas, Costa Rica, donde hay una fuerte estación seca, Daubenmire (29) atribuye la senectud y abscisión, más a la sequía que el largo del día, ello con base en la correlación entre los picos mayores y menores de la duración del día y los de la época seca. Sin embargo, la importancia relativa de los factores ecológicos e intrínsecos especies que controlan la caída de las hojas en climas tropicales, es muy discutida.

2.1.4.3 Floración y fructificación.

En ciertas épocas del año, se presentan en determinadas zonas condiciones ventajosas para la floración y fructificación, presentando el fenómeno, un gran número de especies de la comunidad vegetal.

Es ventajoso que esto sea así en los individuos de una misma especie, porque en ese momento también habrá un número mayor de polinizadores. Si un árbol floreciera más tarde es probable que no coincidiera con su polinizador, afirmación que no puede ser una generalización, ya que ello depende de las situaciones específicas. Además, durante las lluvias, la actividad vegetativa de la mayoría de las plantas es tan grande, que es posible que una determinada planta que florece y fructifica en esa época, pierda su buena posición en el dosel (67) Alvim (3), en forma semejante a Koriba (65), coloca las plantas tropicales en cuatro grupos de acuerdo con la periodicidad de su floración: plantas de floración continua, de floración no estacional, de floración gregaria contemporánea o simultánea y de floración estacional y las define así:

a) Las especies de floración continua producen flores durante todo el año, muchas de ellas con crecimiento continuo. En este grupo se encuentran Hibiscus sp, Ficus sp y Carica papaya.

b) Las especies de floración estacional están íntimamente relacionadas con el clima y muestran gran variación de una planta a otra y de una rama a otra dentro de una misma planta. Encontramos así, flores que aparecen en cualquier época del año , pero no en forma

constante siendo consideradas no estacionales las siguientes especies en Singapour: Spathodea campanulata, Michelia champaca, Cassia splendens y Lagarstroemia flos-reginae. Estas especies se convierten en plantas de floración estacional cuando crecen a mayores latitudes como en Sri Lanka y en Java.

c) La floración no estacional se observa en sepas y retoños (acodos) de crecimiento múltiple. En este grupo, los brotes florales aparecen continuamente, pero permanecen en estado de reposo hasta el momento en que un estímulo externo provoca la floración; el período de reposo puede durar desde varias semanas hasta meses y la naturaleza del estímulo externo es muy discutida. A menudo, la floración ocurre en el período seco, inmediatamente después de la lluvia, intervalo que varía de ocho a once días de acuerdo con la especie y la temperatura del medio. Sin embargo, se sugiere que la causa principal no es la cantidad de agua, sino la temperatura. En el café, el factor crítico para la floración no es propiamente la lluvia sino el período seco que la precede. Así, Alvim (3) lo comprobó en la costa desértica de Perú, donde observó que las yemas del café permanecen en reposo varios meses si se riegan en intervalos semanales, pero si se suspende la irrigación de tre a cinco semanas, la floración ocurre diez días después de la primera irrigación.

También indica Alvim (3) que Franco observó que el café cultivado en solución nutritiva a 25° S de latitud en Campinas (Brasil), condición en que nunca existen deficiencias de agua, la floración se presenta a fines de invierno (agosto-setiembre). Parece ser que la floración es provocada por la baja temperatura que

existe durante el invierno, o por el descenso rápido de la temperatura debido a la caída de la lluvia. La deficiencia en humedad y la baja temperatura hacen decrecer la energía libre de agua en la planta, pareciendo que ambos factores tienen influencia fisiológica en el reposo de las yemas (4). Sin embargo, Fournier (42) aporta una interpretación diferente del efecto del agua en la yemación y floración del cafeto.

Alvim (3) también sugiere que la deficiencia en humedad está probablemente asociada con la floración de plantas como el bambú (Bambusa), Strobilates, Hopea y Schornia, los cuales presentan flores gregarias a intervalos de varios años y muere una vez que sus frutos maduran. Intervalos mayores se han observado en otros países (3). Es posible que la deficiencia de humedad esté asociada a esta floración simultánea. En Australia, las plantas de zonas altas, florecen y mueren después de la época seca severa, mientras que las plantas situadas en el fondo de los valles de la misma región donde los suelos permanecen relativamente húmedos, no florecen ni mueren en la misma forma y al mismo tiempo.

Spatela excelsa y Tachigalia myrmecophila, árboles del Amazonas, florecen también una vez en la vida y al madurar sus frutas, la planta muere (3). Igual fue observado por Foster (46) con Tachigalia versicolor que calificó a este árbol de árbol "suicida".

Richards (91) afirma que, en la mayoría de los bosques tropicales incluyendo aquellos con estación seca severa, la floración ocurre principalmente en el período seco, por ejemplo en Sri Lanka, Nigeria, Guayana, Java, etc.

Alvim (3) confirma ésto, indicado que la floración estacional es comúnmente observada en las regiones con estaciones secas periódicas, en donde las variaciones de la duración del día son muy marcadas. Basados en datos de Schimper (97), Alvim indica que en toda Isla de Java el 63% de las especies florecen en la estación seca, el 8% en la estación lluviosa y el 29% en épocas no relacionada con las estaciones. Agrega que a medida que la latitud aumenta, los cambios periódicos del número de horas luz diarias y de la temperatura son cada vez más marcadas.

El cacao florece casi continuamente en áreas ecuatoriales pero, en Costa Rica (latitud 10° N) y Bahía (latitud 15° S) no producen flores de mayo a agosto ni de noviembre a enero, lo que coincide con los días más cortos y las temperaturas más bajas.

Daubenmire (29) en un bosque secundario, encontró que la mayoría de los árboles florecen durante un período largo, que abarca aproximadamente 2/3 partes de la época seca y otro grupo pequeño florece durante las lluvias, cuando éstas se suspenden por un período seco llamado "veranillo", época en la cual la mayor floración coincide con el período del año en que el dosel de la comunidad presenta menos hojas. La gran mayoría de estos árboles son polinizados por insectos y la escasez de hojas puede ser una ventaja para este fenómeno, pues de este modo, las flores se hacen más visibles, siendo más accesibles a sus polinizadores.

En la época lluviosa florecen exitosamente ciertas especies como: Lysiloma sp, Chomelia sp y Sweetia panamensis. De este estudio llevado a cabo por

Daubenmire (29), aproximadamente diecisiete especies de árboles tienen dos o más brotes florales durante el año y por lo menos uno de ellos ocurre en la estación lluviosa.

Fournier y Salas (34) presentan una curva de floración para árboles de la zona Oeste de San José, siendo mayor la que corresponde a febrero-abril.

Existen diferencias marcadas entre polinizadores del bosque caducifolio tropical y el de las zonas templadas. En el bosque tropical semicaducifolio la polinización se efectúa casi completamente por animales (principalmente por abejas), mientras que en los bosques semicaducifolios de zonas templadas el viento es el agente más común. En ambos se observa que posiblemente todo el complejo está dirigido a minimizar la interferencia de las hojas al viento o a los insectos (88).

Otros autores sugieren que la polinización y el bosque caducifolio evolucionaron juntos en respuesta a un ambiente similar, o sea, bosques secos caducifolios que combinan la caída de las hojas con la entomofilia (95). Debe agregarse a esto que se favorecen también otros síndromas, particularmente la anemofilia (32,69).

Rowe (95) observó que en el bosque seco caducifolio el dosel inferior se mantiene siempre verde, de manera que la velocidades del viento dentro del bosque serán menores, siendo entonces los insectos el único medio seguro de polinización. Sin embargo, Janzen (62) considera que esta deducción es argumento débil, pues a pesar de la presencia del sotobosque los vientos son suficientemente fuertes durante la época seca, hasta botar

las hojas y acumularlas en ciertas depresiones; generalización válida para Guanacaste, Costa Rica donde soplan fuertes vientos durante los cinco meses de sequía.

Según Janzen (62), una situación de bastante peso que probablemente favorece la entomofilia, es la alta diversidad de especies. En el trópico, la flora es proverbialmente más diversa (31,21), pero menos individuos de cada especie. Generalmente, la diversidad de especies por hectárea es muy alta y las poblaciones de cada especie por hectárea son relativamente bajas. Las excepciones las constituyen comunidades muy especializadas, por ejemplo: las selvas pantanosas con predominancia de Prioria copaifera y Raphia taedyoca (yolillales). Así, la diseminación del polen por el viento pierde efectividad al incrementarse la distancia desde donde se produce hasta su destino, en cambio, un insecto con el polen en su cuerpo puede viajar distancias considerables (una abeja hasta 20 kilómetros en un viaje directo de un árbol a otro)*.

Esta gran diversidad y los grandes espacios entre individuos de la misma especie, puede haber favorecido la floración en una estación en que las flores pueden ser percibidas desde grandes distancias por los polinizadores.

Daubenmire (29), encontró que la mayoría de las yemas florales aparecen dos meses antes de las llegadas de las lluvias y la apertura llega al iniciarse éstas.

*Frankie, comunicación personal, 1982.

Así, Walter (108) indica que la floración en los bosques tropicales semicaducifolios generalmente es mayor antes de la llegada de las lluvias, coincidiendo a veces con la producción de las hojas nuevas.

Se observa frecuentemente que la floración y la brotación abundante son opuestas aún en un mismo individuo. En estos casos, una parte del árbol bota sus hojas, mientras que otra se queda con ellas mientras florece. Son pocas las especies en que la floración está restringida al período en que el árbol posee ausencia total de hojas, como son por ejemplo Bombacopsis, Cocholospermum y Piscidia. Daubenmire encontró que diez de veinticinco especies estudiadas producen hojas nuevas en el momento en que se esta efectuando la polinización (29).

Janzen (62) argumenta que esta alternancia de la actividad vegetativa y floral es ventajosa pues hay un crecimiento rápido al inicio de la estación lluviosa, lo cual es esencial para que la planta no se atrase en crecimiento, con respecto a las otras de la comunidad, y pueden finalmente ser dominadas por sus vecinas. Sin embargo, el mismo autor, indica que esta alternancia parece ser apropiada para la mayoría de los árboles del bosque seco, pero no para aquellos en que este comportamiento es parcial como Dalbergia, Manilkara, Schizolobium, Tabebuia palmeri, Trichilia tomentosa y otros más. En esto se puede considerar la teoría de los floríferos, producidos en una parte del tallo y que de allí migran a las zonas de floración de la planta.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización del estudio.

El área objeto de estudio se encuentra localizada en Turrialba, Costa Rica, en el bosque secundario de Florencia Sur en terrenos pertenecientes al CATIE (Antes IICA) y a la finca Florencia como se detalla en las Figuras 1 y 2.

3.2 Descripción general.

3.2.1 Clima.

Los datos climatológicos utilizados fueron tomados en la estación meteorológica del CATIE, localizada en $83^{\circ}38'20''$ W de longitud, $9^{\circ}53'40''$ N de latitud, a 602 m.s.n.m; el área de estudio se encuentra a una distancia de 2,2 kms con dirección 50° W y a una elevación de 650 m.s.n.m (61).

En el Cuadro 1 y las Figuras 3 y 4 se muestran los promedios mensuales de los parámetros climáticos contemplados en este estudio hasta 1978.

3.2.1.1 Precipitación.

La precipitación promedio mensual de 35 años (1944-1978) de observaciones es de 2660 mm, con un promedio mensual de veintiuno días con lluvia. El período más lluvioso se inicia en mayo con 219 mm y termina en diciembre con 334 mm. Los meses más secos son de enero a abril, siendo marzo el mes más seco con 70 mm.

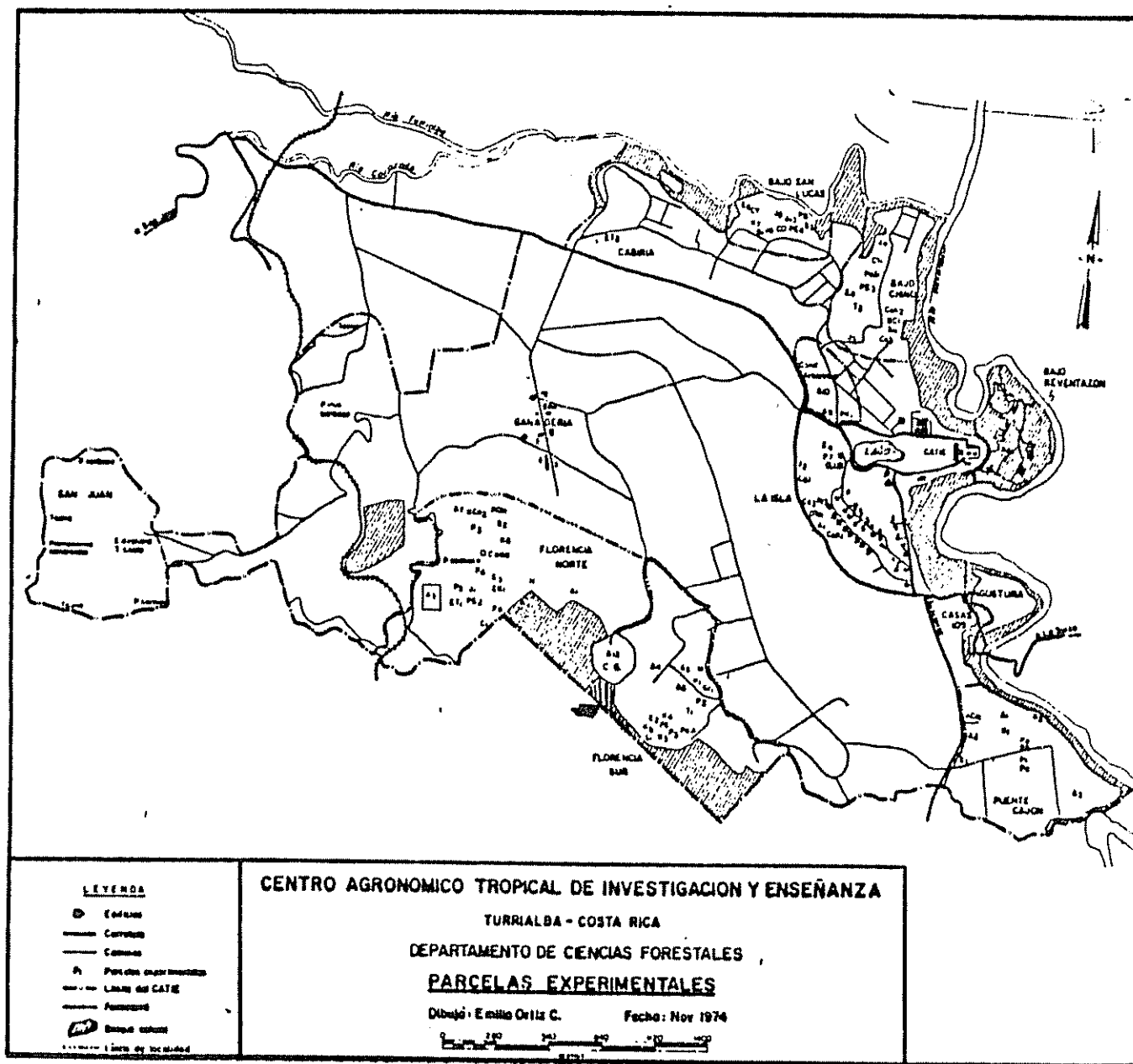


FIGURA 1: Área del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica, en la cual se encuentran las parcelas de experimentación. -

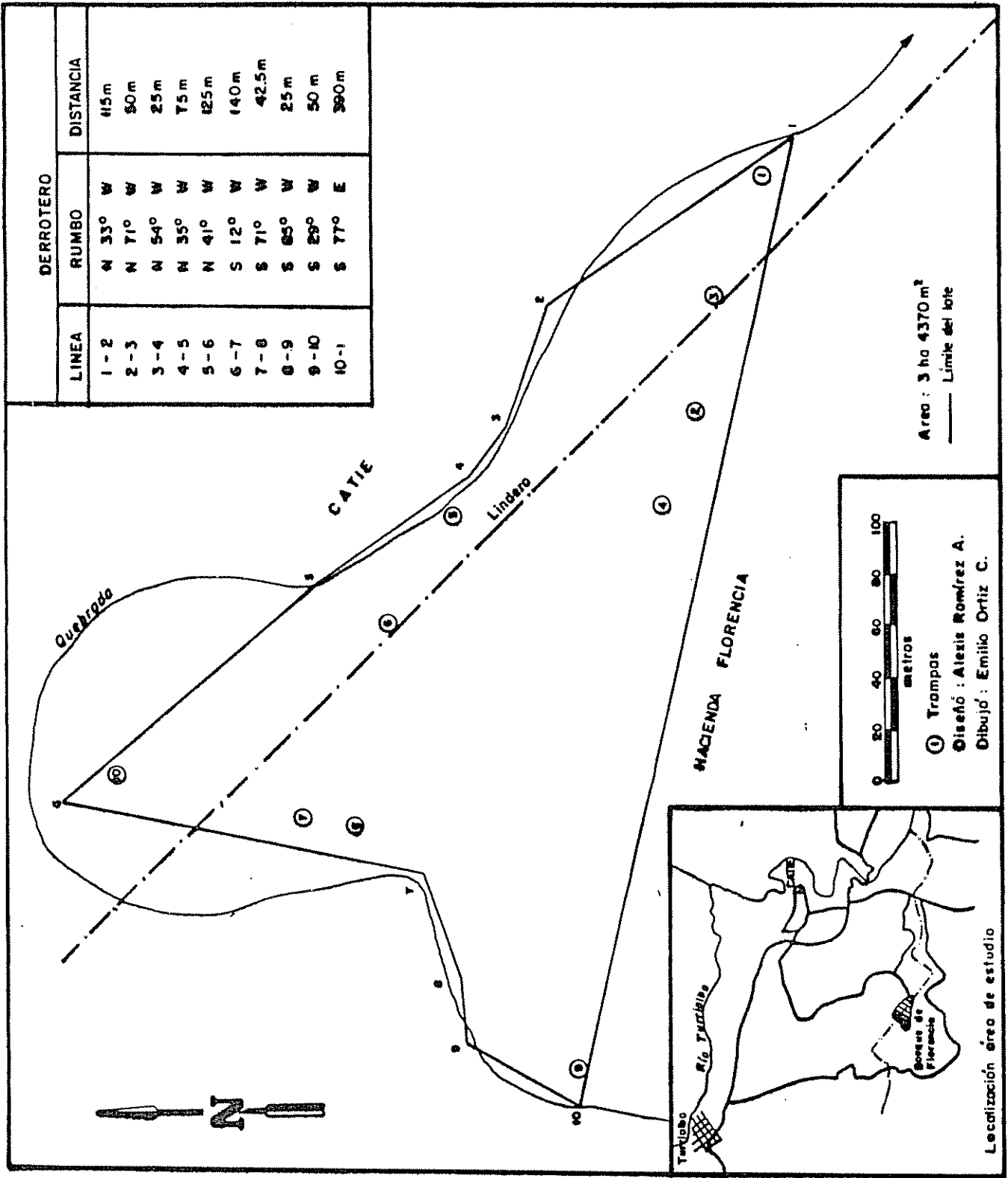


Fig. 2 Localización del área de estudio en un bosque secundario de Florencia Sur, Costa Rica

Cuadro 1. Resumen de datos meteorológicos del CATIE; promedios mensuales.

Meses	Temperatura media (°C)	Precipitación (mm)	Días con lluvia	Brillo solar (hrs)	Radiación cal/cm ²	Humedad relativa (%)	Evaporación * (mm)
Enero	20,9	176,4	18,7	143,9	12038	86,9	81,4
Febrero	21,1	138,6	15,2	145,2	12184	84,5	84,5
Marzo	21,8	69,8	13,6	158,1	14650	84,6	114,3
Abril	22,4	126,7	14,9	156,4	14722	84,6	115,3
Mayo	22,9	218,9	23,1	146,5	14455	86,8	106,2
Junio	23,2	290,0	21,8	125,2	12653	88,7	88,0
Julio	22,8	283,1	25,5	114,9	11836	90,0	77,4
Agosto	22,8	241,6	24,2	133,5	13158	88,8	84,8
Setiembre	23,0	252,9	22,6	129,9	13162	88,2	91,5
Octubre	22,8	247,7	23,2	139,6	13383	88,7	97,1
Noviembre	22,2	281,0	22,2	128,9	11353	89,4	79,0
Diciembre	21,4	333,7	21,5	132,9	11327	88,7	76,2
TOTAL	----	2660,4	246,5	1655,0	154921	----	1095,5
PROMEDIO	22,3		20,5	137,9		87,5	91,3

Observaciones en el período: Temperatura 1959-78 (20 años) Radiación 1965-78 (14 años)
 Precipitación 1944-78 (35 años) Humedad rel. 1959-78 (20 años)
 Brillo solar 1959-78 (20 años) Evaporación 1968-78 (11 años)

Estación Meteorológica: Lat 9°53' N. Long. 83°38' W
 Elevación: 602 msnm

* En los resúmenes de 1964 a 1977, la evaporación fue la del plato al sol.
 A partir de 1978 es la del Tanque A.

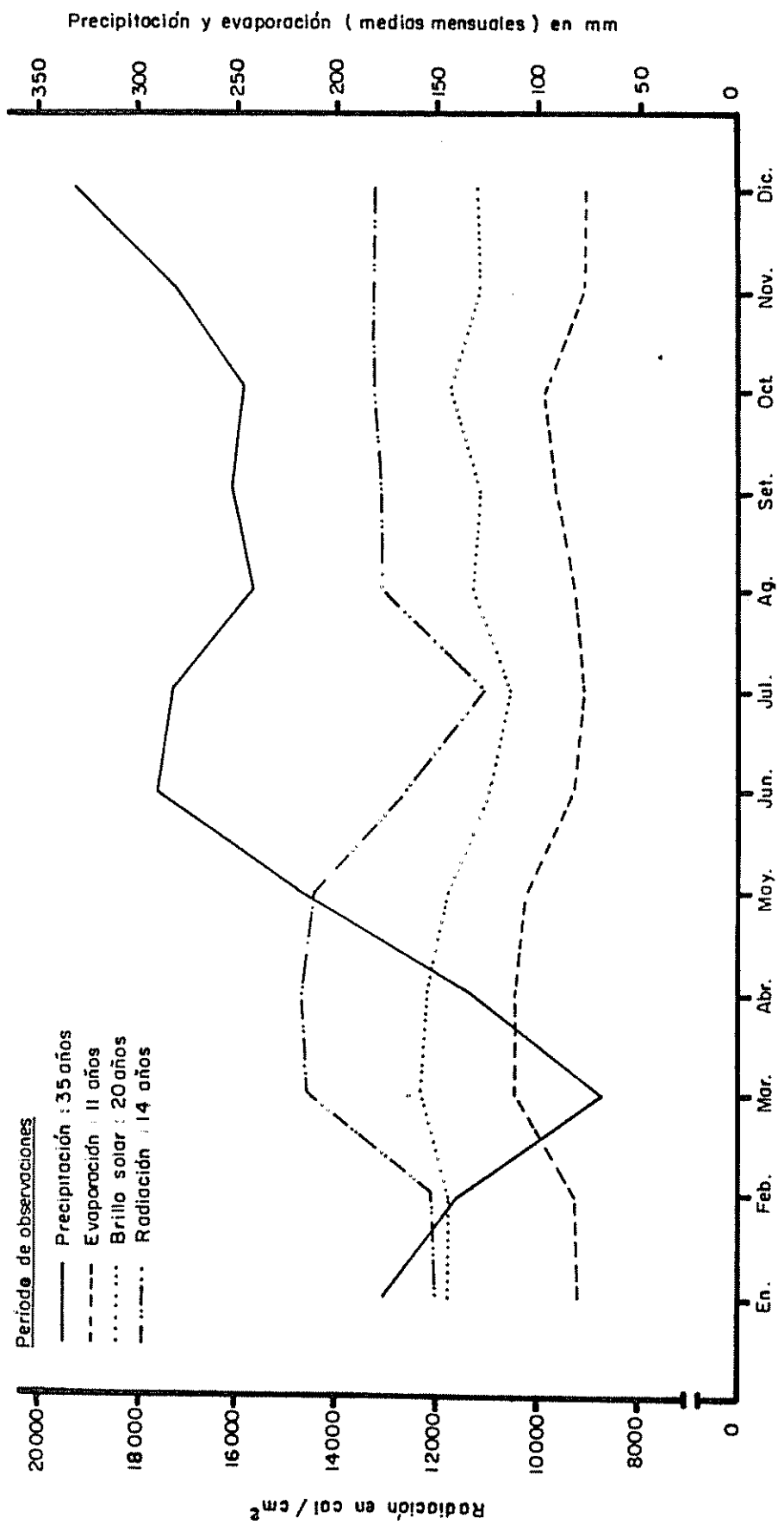


Fig. 3 Precipitación, evaporación, brillo solar y radiación del CATIE, Turrialba, Costa Rica

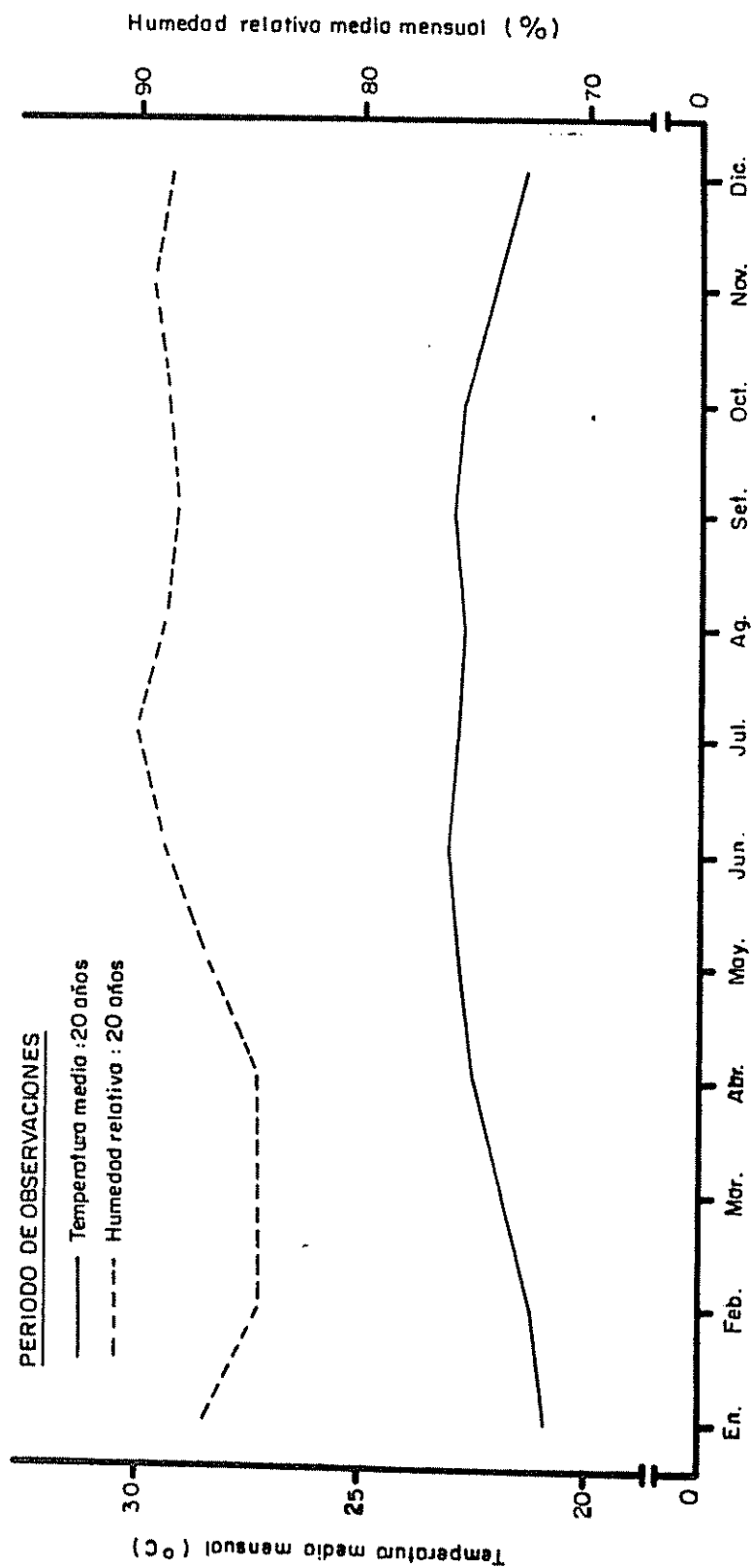


Fig. 4 Temperatura media y humedad relativa del CATIE, Turrialba, Costa Rica

Budowski y Schreuder (20) indican que para Turrialba un mes árido es aquel que posee una precipitación menor de 54 mm, por lo que en Turrialba con base en el promedio de 35 años, no existen meses áridos.

3.2.1.2 Evaporación.

La evaporación promedio mensual de 11 años (1968-1978) de observaciones es de 91 mm y un promedio anual de 1096 mm; los meses con promedios más altos son marzo y abril con 114 y 115 mm, respectivamente. La menor evaporación ocurre en el mes de diciembre con 76 mm.

3.2.1.3 Brillo solar.

El brillo solar promedio mensual de 20 años de observaciones (1959-1978) es de 138 horas y un promedio anual de 1655 horas, el mes con menor número de horas de brillo solar promedio es julio con 115 horas y los meses con mayor número de horas de brillo solar promedio son marzo y abril con 158 y 156 horas, respectivamente.

3.2.1.4 Radiación calórica.

La radiación promedio anual de 14 años de observación (1965-1978) es de un total de 154921 cal/cm², los meses con mayor radiación son marzo, abril y mayo con 14650 cal/cm² al primero, 14722 cal/cm² el segundo y 14455 cal/cm² el tercero.

3.2.1.5 Temperatura.

La temperatura media promedio mensual de 20 años de observaciones (1959-1978) es de 22,3°C, los meses con temperatura menores son diciembre, enero, febrero y marzo con 21,4°C; 20,9°C; 21,1°C y 21,8°C respectivamente y el mes de junio con valor más alto de 23,2°C.

3.2.1.6 Humedad relativa.

La humedad relativa promedio mensual para 20 años de observaciones (1959-1978) es de 87,5%, el mes de julio presenta la mayor humedad relativa promedio con 90% y los meses de febrero, marzo y abril las menores con 84,5%; 84,6% y 84,6% respectivamente.

3.2.1.8 Efecto combinado de los parámetros climáticos.

Enero y febrero poseen las temperaturas más bajas del año, pero febrero es más seco que enero pues presenta menor precipitación y mayor evaporación.

Los meses de marzo y abril son meses con poca precipitación, radiación y humedad relativa así como alta evaporación y brillo solar, lo que resulta en meses secos. Marzo tiene temperaturas más bajas que abril, pero con temperaturas mínimas algo bajas y las máximas muy altas.

Mayo presenta una precipitación mucho mayor que los meses anteriores y el brillo solar disminuye respecto a abril, en cambio, junio tiene poca evaporación y brillo solar, este mes registra la temperatura más alta del

año, alta precipitación y alta humedad relativa, acompañadas también por alta nubosidad. Julio posee el menor brillo solar y la mayor humedad relativa del año, con evaporación y radiación bajas, manteniéndose la precipitación alta.

Agosto, setiembre y octubre son meses con precipitación relativamente altas pero menores que los dos meses anteriores y posteriores. La radiación es relativamente baja, pero mayor que los meses anteriores y posteriores, la temperatura media y la humedad relativa son altas mientras que el brillo solar y la evaporación presentan valores medios entre las máximas y las mínimas del año.

La precipitación aumenta nuevamente en noviembre para alcanzar en diciembre la máxima del año, mientras que la evaporación empieza a disminuir para presentar en diciembre la mínima del año.

3.3 Suelos.

El suelo en este sitio pertenece a la serie Colorado arcilloso que fue descrito como latosol senil inicialmente y recientemente Aguirre (1) lo reclasificó como Inceptisol, indicando que no era tan húmedo como previamente se suponía.

Aguirre (1) indica que los suelos de la serie Colorado se sitúan en zonas de topografía montañosa con pendientes variables entre 15 y 30% y en la zona de estudio la topografía es variada con pendientes promedios de 20%.

Menciona también Aguirre (1), que frecuentemente estos suelos son surcados por quebradas profundas que son lechos de arroyos que crecen en épocas lluviosas causando la erosión de los suelos, los cuales son susceptibles al movimiento de tierras que se conocen como de "repetición", lo cual origina pequeñas terracetas de formas características y de microtopografías ligeramente ondulada. Además, en lugares erosionados puede apreciarse la presencia de fragmentos rocosos y piedras. Todo lo anterior, coincide plenamente con las características de la zona de estudio.

El perfil de estos suelos con buen drenaje, muestran características morfológicas de suelos bien desarrollados, con horizontes definidos y extremadamente profundos cuando no están erodados. Se observan dos zonas, el horizonte A de 30 a 50 cm de ancho de café a café oscuro arcilloso y un horizonte B café rojizo que se extiende varios metros, al menos 6 m (52).

3.4 Ecología y estructura del bosque.

De acuerdo a la clasificación ecológica de Holdridge, la zona de vida en que se encuentra dichas áreas es un bosque muy húmedo premontano (57).

Se encuentra en una etapa de sucesión secundaria de 50-60 años (93) y pueden reconocerse tres estratos medios cuando se uso la "pistola" Haga: uno superior cuyos árboles presentan alturas entre 25 y 35 m, otro intermedio con alturas entre 15 y 20 m y uno bajo entre 8 y 12 m. Existe además gran cantidad de bejucos desde herbáceos hasta leñosos, así como otras epífitas. El sotobosque es bastante denso, con regeneración de algunas especies como

Lacistema aggregatum, Rollinia microsepala, Simarouba amara y Goethalsia melantha así como bejucos y gran cantidad de helechos.

3.5 Materiales y equipo.

Se utilizó binóculos, bolsas plásticas, placas para marcar los árboles escogidos, cuadro de 50 x 50 cm con marco de cedazo fino, cintas para marcar árboles, rifle y balas, "pistola" Haga, formularios de registro (Cuadro 1A) y FAA (formalina, alcohol y ácido acético), en una proporción de 5cc de ácido acético, formalina al 40%, 5cc, alcohol de 50% ó 70%, 90cc para preparar un litro.

3.6 Descripción del método usado.

En el área mencionada después de un amplio recorrido se marcaron aproximadamente ciento veintisiete especies, y se escogieron treinta y ocho de ellos con fustales promedio mayores de 15 cm de DAP (Cuadro 2A).

Originalmente se marcaron siete árboles de cada especie en orden de aparición, según lo propuesto por Fournier y Charpentier (38). En ellas se observaron durante un año a intervalos de quince días, la floración, la fructificación, la caída de follaje y la brotación según el método y la evaluación propuesta por Fournier (39). Sin embargo, al inicio de período de estudio se consideró necesario ampliar la muestra para que fuera más representativa, se procedió a incluir otras especies que solo tenían tres individuos que reunían las condiciones mínimas para ser observados.

Además, es necesario tomar en cuenta que en esta comunidad las especies observadas incluyen no solo especies que pertenecen al dosel superior, sino también aquellas que pertenecen a los dos niveles inferiores o subdominados, pues se incluyeron árboles con 15cm o más de DAP que habían llegado a su madurez reproductiva. Por ejemplo se puede citar: Hasseltia, Lacistema, algunos individuos de Eupatorium, etc.

Se recolectó mantillo durante los mismos períodos, para lo que se escogieron al azar 10 parcelas del bosque, en las cuales se colocaron marcos de cedazo con un área de 2.500cm cada uno (Figura 2). Del mantillo recogido se separó la parte vegetativa de la reproductiva, se determinaron sus pesos frescos y seco, así como las especies que lo constituyeran.

3.7 Parámetros evaluados.

Se evaluaron los siguientes parámetros:

A. En los árboles:

a.- Brotadura, desde las yemas hasta la máxima expansión foliar.

b.- Caída de follaje, incluye desde la aparición de la hoja hasta que cae.

c.- Floración, incluye desde las yemas hasta la flor adulta.

d.- Fructificación, incluye desde la aparición del fruto hasta que cae.

B. Alrededor de los árboles:

Cantidad de peso fresco y seco de mantillo, tanto la

porción vegetativa (hojas y ramas) como la reproductiva (flores y frutas), se muestrearon como se menciona en el apartado 3.6

3.7.1 Período de observación.

Se observaron por un período de once meses aproximadamente, desde el 5 de agosto de 1977 hasta el 7 de julio de 1978.

3.7.2 Formularios de registro.

Todos los datos se anotaron en los formularios de registro respectivamente con la original y copia para mayor seguridad. Ver Cuadro 1A.

3.8 Análisis de la información.

La evaluación de los parámetros se hizo siguiendo el método propuesto por Fournier (37,39,38), para determinar valores fenológicos.

Así, a los árboles que presentaron una floración o cualquier otro parámetro en un porcentaje de 0 a 25% de la copa del árbol, se les dió un valor de 1; los que la presentaron de 25% a 50% obtuvieron un valor de 2, para los que tuvieron del 50% al 75% del parámetro, su valor fue de 3; aquellos que presentaron un parámetro con más de 75%, se les valoró en 4.

Una vez obtenida la numeración de los siete árboles de cada especie, se determinó el valor fenológico por observación, o sea, un promedio del valor de los individuos seleccionados de cada especie, a los que se les hizo un

dendrofenograma y un Cuadro mostrando los valores fenológicos durante el período de observación de la comunidad, así como a todas las especies observadas.

Se hizo una correlación del comportamiento de la comunidad con los parámetros climáticos mencionados. También se correlacionó el comportamiento fenológico de cuatro especies (Goethalsia meiantha, Cecropia insignis, Luehea seemannii, Miconia elata) con esos mismos parámetros climáticos. En estas correlaciones se usó una Regresión Lineal Múltiple, (en el texto abreviado por R.L.M.), ya que por otros métodos los programas no eran funcionales.

Se correlacionaron los resultados de la recolección del mantillo con el resto de los parámetros analizados, también mediante una Regresión Lineal Múltiple.

4. RESULTADOS

En esta comunidad boscosa (Cuadro 2) que se mantiene siempre verde, se presenta el análisis de los parámetros fenológicos como brotación, caída de follaje, floración y fructificación, con respecto a los parámetros climáticos, primero la comunidad boscosa (Cuadro 3 y 4), (Figuras 5 y 6) y luego las cuatro especies escogidas para análisis de correlación, las cuales tipifican el comportamiento de la comunidad:

Goethalsia meiantha, Luehea seemannii, Miconia elata, Cecropia insignis.

Se analiza también el mantillo con valores redondeados al décimo de unidad y su correlación con los parámetros climáticos.

Los datos meteorológicos que se presentan son la sumatoria o el promedio de los valores registrados por catorce días anteriores, excluyendo la fecha misma de la observación. De la precipitación, evaporación y la radiación calórica se presentan las sumatorias (Cuadro 5, Figuras 7, 8, 9 y 11), de la temperatura y la humedad relativa el promedio de los catorce días y del brillo solar el promedio y la sumatoria. (Cuadro 6, Figuras 10, 12, 13, 14).

Se analizan todas las especies que fueron observadas en grupos de acuerdo a su comportamiento fenológico.

Todas las especies observadas se les hizo un Denrofenograma, algunas de las cuales no serán discutidas en el texto pero se presentan en el apéndice (Ver figuras 7-A a 40-A).

Cuadro 2 - Especies con 15 cm o más de D.A.P. observadas fenológicamente en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Número	Especie	Nombre común	Familia	No. árboles observados de cada especie
1	<i>Batocarpus costaricensis</i> Standl. & L. Wms.		Moraceae	8
2	<i>Brosimum terrabanum</i> Pittier,	Ojoche	Moraceae	3
3	<i>Castilla elástica</i> Cerv.	Castilloa, hule	Moraceae	7
4	<i>Cecropia insignis</i> Liebm.	Guarumo macho	Moraceae	8
5	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertoloni	Guarumo	Moraceae	3
6	<i>Celtis schippii</i> Standley		Ulmaceae	4
7	<i>Chrysophyllum</i> sp.	Caimito	Sapotaceae	7
8	<i>Clethra mexicana</i> A.DC.		Clethraceae	7
9	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pavón) Cham.	Laurel	Boraginaceae	7
10	<i>Croton schiedeana</i> Schlecht.	Colpachí	Euphorbiaceae	7
11	<i>Eupatorium pittieri</i> Klatt.		Compositae	5
12	<i>Goethalsia meiantha</i> (Donn. Smith) Burret	Guácimo blanco	Tiliaceae	7
13	<i>Guarea microcarpa</i> C.D.C.	Caobilla	Meliaceae	3
14	<i>Hasseltia floribunda</i> HBK.		Flacourtiaceae	3
15	<i>Hirtella trianda</i> Swartz.		Rosaceae	3
16	<i>Inga densiflora</i> Benth.	Caite	Mimosaceae	7
17	<i>Inga punctata</i> Willd.	Guava	Mimosaceae	3
18	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don.	Gallinazo	Bignoniaceae	7
19	<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg.) Rusby.		Lacistemaceae	7
20	<i>Luehea seemanii</i> Triana & Planch.	Guácimo colorado	Tiliaceae	7
21	<i>Miconia borealis</i> Gleason	Uña de gato	Melastomaceae	8
22	<i>Miconia elata</i> (Swartz) DC.	Lengua de vaca	Melastomaceae	7
23	<i>Ocotea cooperi</i> C.K. Allen		Lauraceae	7
24	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez.	Quizarrá manteco	Lauraceae	7
25	<i>Ocotea nicaraguensis</i> Mez.		Lauraceae	7
26	<i>Ocotea</i> sp.	Ira café	Lauraceae	8
27	<i>Ocotea</i> sp.	Quizarrá verde (corteza gruesa)	Lauraceae	8
28	<i>Phoebe acuminatissima</i> Lundell		Lauraceae	3
29	<i>Pourouma aspera</i> Trécul.	Chumico	Moraceae	7
30	<i>Protium costaricense</i> (Rose) Engler.	Turrú, canfín	Proteaceae	7
31	<i>Pseudolmedia malacocarpa</i> Standl. et L. Wms.		Moraceae	7
32	<i>Rollinia microsepala</i> Standl.	Anonillo	Annonaceae	7
33	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Aceituno	Simaroubaceae	8
34	<i>Sorocea</i> sp.		Moraceae	8
35	<i>Tapirira brenesii</i> Standl.	Mauría, cirrí	Anacardiaceae	7
36	<i>Unonopsis</i> aff. <i>panamensis</i> R.E. Fries.		Annonaceae	7
37	<i>Virola koschovyi</i> Warb.	Fruta dorada	Myristicaceae	8
38	<i>Virola sebifera</i> Aubl.	Fruta dorada	Myristicaceae	8

Cuadro 3. Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de la comunidad de bosque en Turrialba, Costa Rica.

Fecha	Brotadura	Caída de Follaje	Floración	Fructificación
5- 8-77	1,28	1,03	0,150	0,152
19- 8-77	1,13	1,00	0,172	0,145
2- 9-77	0,94	1,10	0,250	0,134
16- 9-77	0,79	1,22	0,277	0,142
30- 9-77	0,70	1,31	0,316	0,166
14-10-77	0,44	1,42	0,25	0,120
28-10-77	0,36	1,51	0,177	0,112
11-11-77	0,40	1,46	0,112	0,106
25-11-77	0,41	1,44	0,120	0,119
9-12-77	0,44	1,29	0,089	0,127
23-12-77	0,49	1,30	0,144	0,304
6- 1-78	0,51	1,24	0,210	0,320
20- 1-78	0,56	1,25	0,210	0,320
3- 2-78	0,72	1,24	0,227	0,331
17- 2-78	0,91	1,19	0,263	0,212
3- 3-78	1,16	0,97	0,383	0,162
17- 3-78	1,36	0,90	0,279	0,155
31- 3-78	1,32	0,87	0,202	0,124
14- 4-78	1,22	0,77	0,135	0,209
28- 4-78	1,00	0,76	0,124	0,236
12- 5-78	0,94	0,76	0,147	0,279
26- 5-78	0,92	0,82	0,104	0,205
9- 6-78	0,98	0,74	0,135	0,294
23- 6-78	1,03	0,73	0,159	0,253
7- 7-78	1,04	0,60	0,154	0,168

Graficado en figuras 5 y 6.

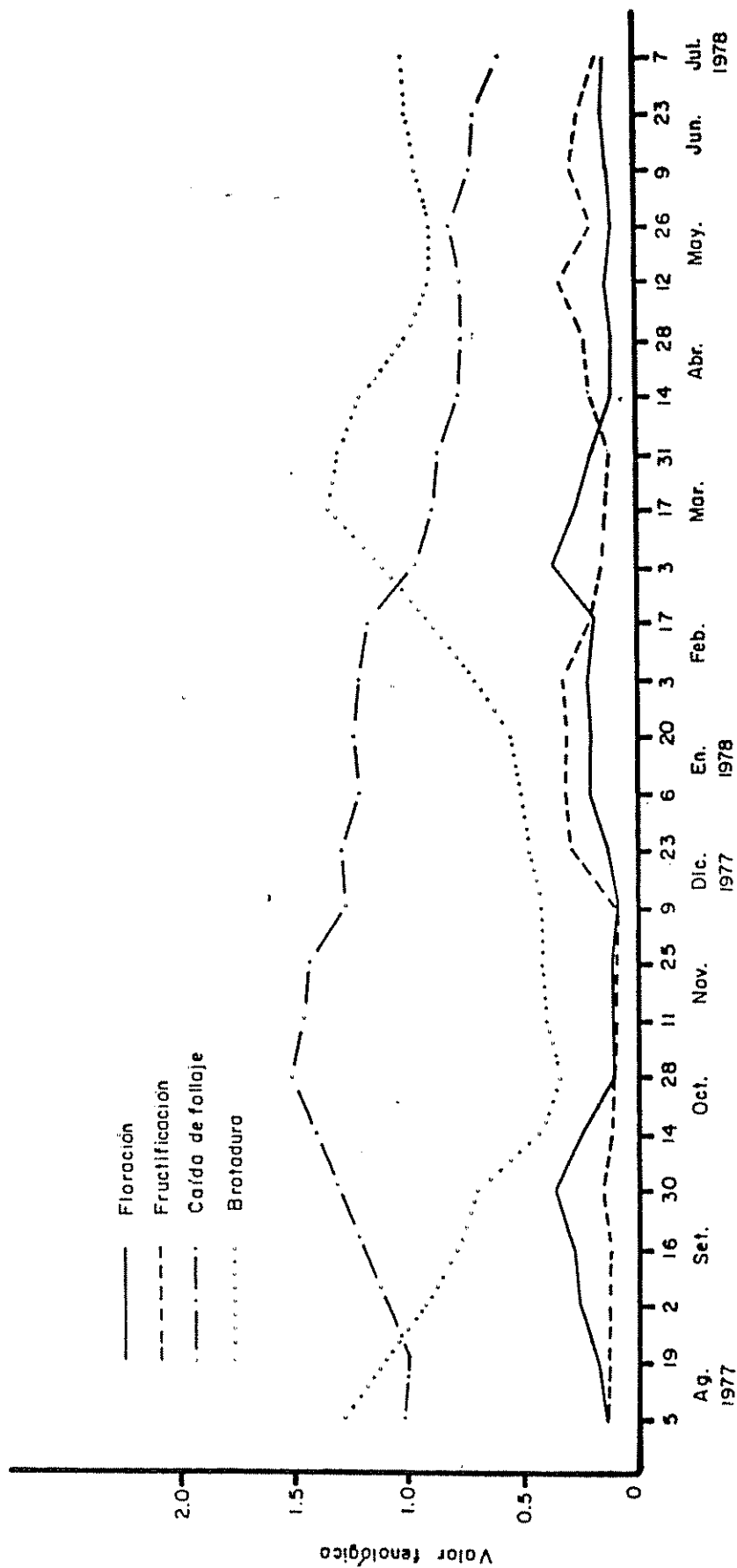


Fig. 5 Valor fenológico de floración, fructificación, caída de follaje y brotación de un bosque en Turrialba, Costa Rica

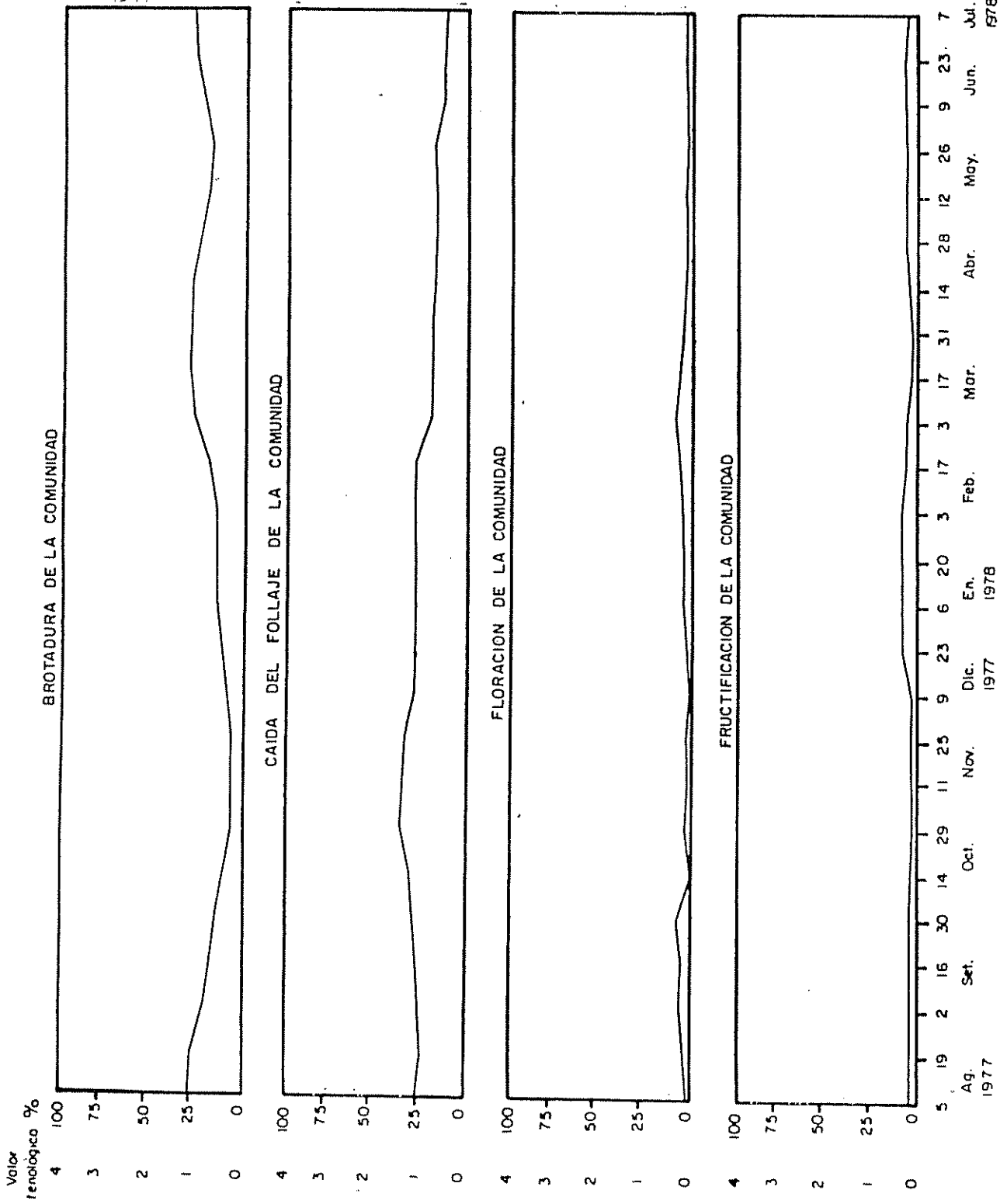


Fig. 6 Dendrofenograma de la comunidad boscosa de un bosque en Turrialba, Costa Rica

Cuadro 4. Análisis de correlación lineal múltiple de parámetros climáticos y los valores fenológicos de un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Brota-dura	Caída de follaje	Flora-ción	Fructifi-cación
r^2	61	75	42	25,76
CV.P.C.	25,27	13,37	30,81	33,15
Constante	4,0049 E + 00	8,9475 E - 01	1,9289 E + 00	1,0535 E + 00
Variables significativas	P 0,05	P 0,05	P 0,05	P 0,05
Variable Coeficiente T	Precipitación 2,2386 E - 03 2,484*	Radiación. Cal 2,9962 E - 03 6,033***	Evaporación 6,8178 E - 03 2,689*	Temp. mínima -4,7501 E - 02 -2,763*
Variable Coeficiente T	Evaporación 5,9142 E - 02 5,129*	Precipitación -1,3292 E - 03 -2,460*	Temp. media -6,1610 E - 02 -3,291**	
Variable Coeficiente T	Temp. máxima -1,8348 E - 01 -2,418*	Evaporación -3,2007 E - 02 -7,039***	Temp. máxima - Temp. mínima -8,0401 E - 02 -3,246**	
Variable Coeficiente T	Brillo solar -18446 E - 04 -3,818**			

Cuadro 5. Precipitación, evaporación, brillo solar y radiación de Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978

Fecha	Precipitación en mm	Número días con lluvia	Evaporación en mm	Brillo solar en horas (P)	Brillo solar en horas (±)	Radiación Cal/cm ²
6- 8-76 al 19- 8-76	55,3	8	43,96	4,2	58,8	6522
20- 8-76 al 2- 8-76	135,5	11	48,3	4,92	68,88	6828
3- 9-76 al 16- 9-76	288,7	12	40,04	3,24	45,36	6033
17- 9-76 al 30- 9-76	72,8	10	51,8	4,55	63,7	7319
1-10-76 al 14-10-76	59,9	8	54,6	5,76	80,64	7488
15-10-76 al 28-10-76	89,3	12	46,2	5,71	79,94	7039
29-10-76 al 11-11-76	282,4	11	27,3	2,47	34,58	4608
12-11-76 al 25-11-76	87,7	11	50,4	5,67	79,38	6525
26-11-76 al 9-12-76	109,5	6	42,98	6,86	96,04	6990
10-12-76 al 23-12-76	165,8	9	35,7	4,03	56,42	5460
24-12-76 al 6- 1-77	7,6	4	45,92	6,21	86,94	7041
7- 1-77 al 20- 1-77	65,2	9	37,66	4,67	65,38	6087
21- 1-77 al 3- 2-77	53,2	6	45,92	5,45	76,3	6843
4- 2-77 al 17- 2-77	4,5	5	42	3,37	47,18	6051
18- 2-77 al 3- 3-77	37,8	11	47,6	4,8	67,2	6522
4- 3-77 al 17- 3-77	21,1	9	54,32	4,6	64,4	6630
18- 3-77 al 31- 3-77	19,7	6	49,7	5,26	73,64	7122
1- 4-77 al 14- 4-77	10,2	7	56,28	4,98	69,72	7398
15- 4-77 al 28- 4-77	31,5	10	59,92	5,74	80,36	7527
29- 4-77 al 12- 5-77	19,6	8	61,74	6,53	91,42	7818
13- 5-77 al 26- 5-77	16	6	66,5	6,66	93,24	7818
27- 5-77 al 9- 6-77	112,5	12	56	4,55	63,7	6831
10- 6-77 al 23- 6-77	107,2	9	45,92	3,86	54,04	6423
24- 6-77 al 7- 7-77	241,0	13	31,08	2,64	36,96	5208
8- 7-77 al 21- 7-77	202,4	14	31,36	2,41	33,74	5019
22- 7-77 al 4- 8-77	170,2	10	46,9	4,09	57,26	6537
5- 8-77 al 18- 8-77	286,5	11	47,74	4,39	61,46	6561
19- 8-77 al 1- 9-77	82,4	8	54,88	5,29	74,06	7260
2- 9-77 al 15- 9-77	65,0	9	40,32	3,64	50,96	5742
16- 9-77 al 29- 9-77	84,7	10	47,74	3,58	50,12	6036
30- 9-77 al 13-10-77	53,4	9	47,88	4,41	61,74	6585
14-10-77 al 27-10-77	174,8	13	36,26	3,73	52,22	5937
28-10-77 al 10-11-77	52,3	8	49,42	6,18	86,52	7188
11-11-77 al 24-11-77	116,4	9	51,94	5,76	80,64	6747
25-11-77 al 8-12-77	53,2	9	41,16	4,41	61,74	5778
9-12-77 al 22-12-77	33,7	10	37,24	3,31	46,34	5299
23-12-77 al 5- 1-78	12,1	5	48,3	5,81	81,34	6897
6- 1-78 al 19- 1-78	50,4	6	40,74	4,47	62,58	6120
20- 1-78 al 2- 2-78	98,4	10	43,26	5,12	71,68	6414
3- 2-78 al 16- 2-78	89,5	10	43,54	4,56	63,84	5467
17- 2-78 al 2- 3-78	90,5	9	47,6	5,09	71,26	5107
3- 3-78 al 16- 3-78	6,1	6	58,38	5,67	79,38	6252
17- 3-78 al 30- 3-78	74,3	10	42,14	2,64	36,96	4953
31- 3-78 al 13- 4-78	15,3	1	53,2	4,21	58,94	5781
14- 4-78 al 27- 4-78	24,7	3	63,98	5,86	82,04	6592
28- 4-78 al 11- 5-78	32,9	9	65,8	6,33	88,62	6447
12- 5-78 al 25- 5-78	103,6	11	46,76	3,80	53,2	5493
26- 5-78 al 8- 6-78	190,0	12	55,02	5,56	77,84	5928
9- 6-78 al 22- 6-78	101,2	11	41,3	3,19	44,66	4893
23- 6-78 al 6- 6-78	177,0	12	42,28	3,59	50,26	5052

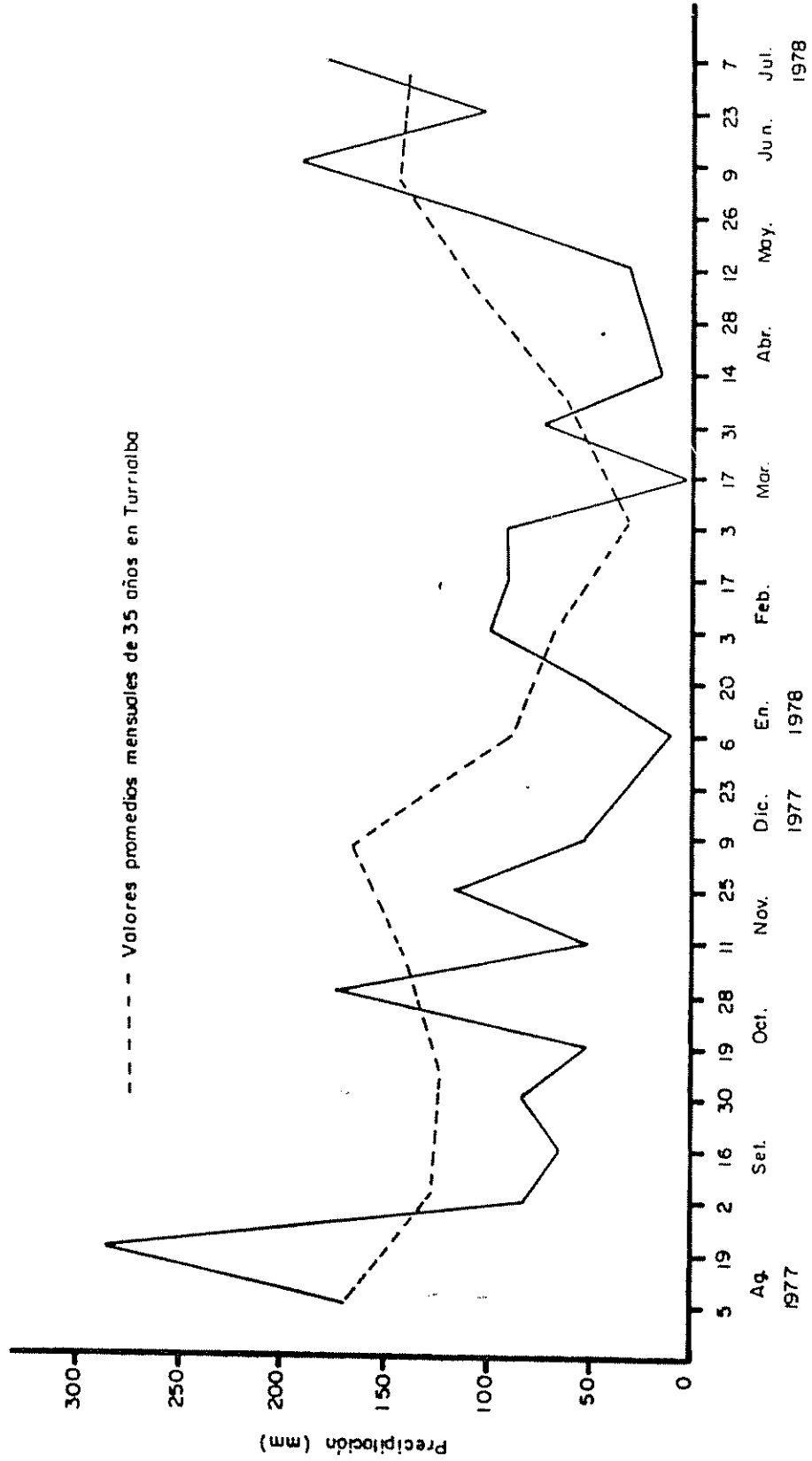


Fig. 7 Precipitación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

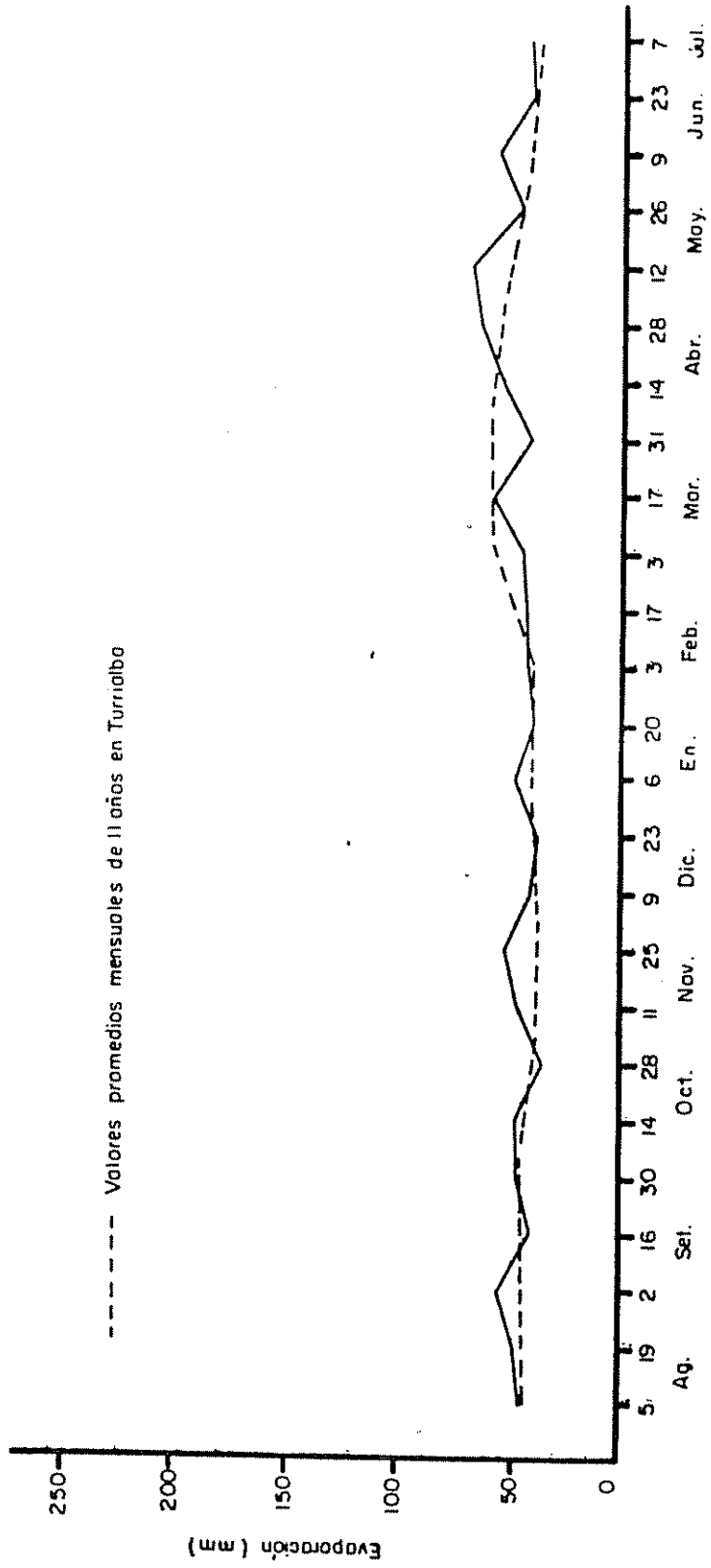


Fig. 8 Evaporación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

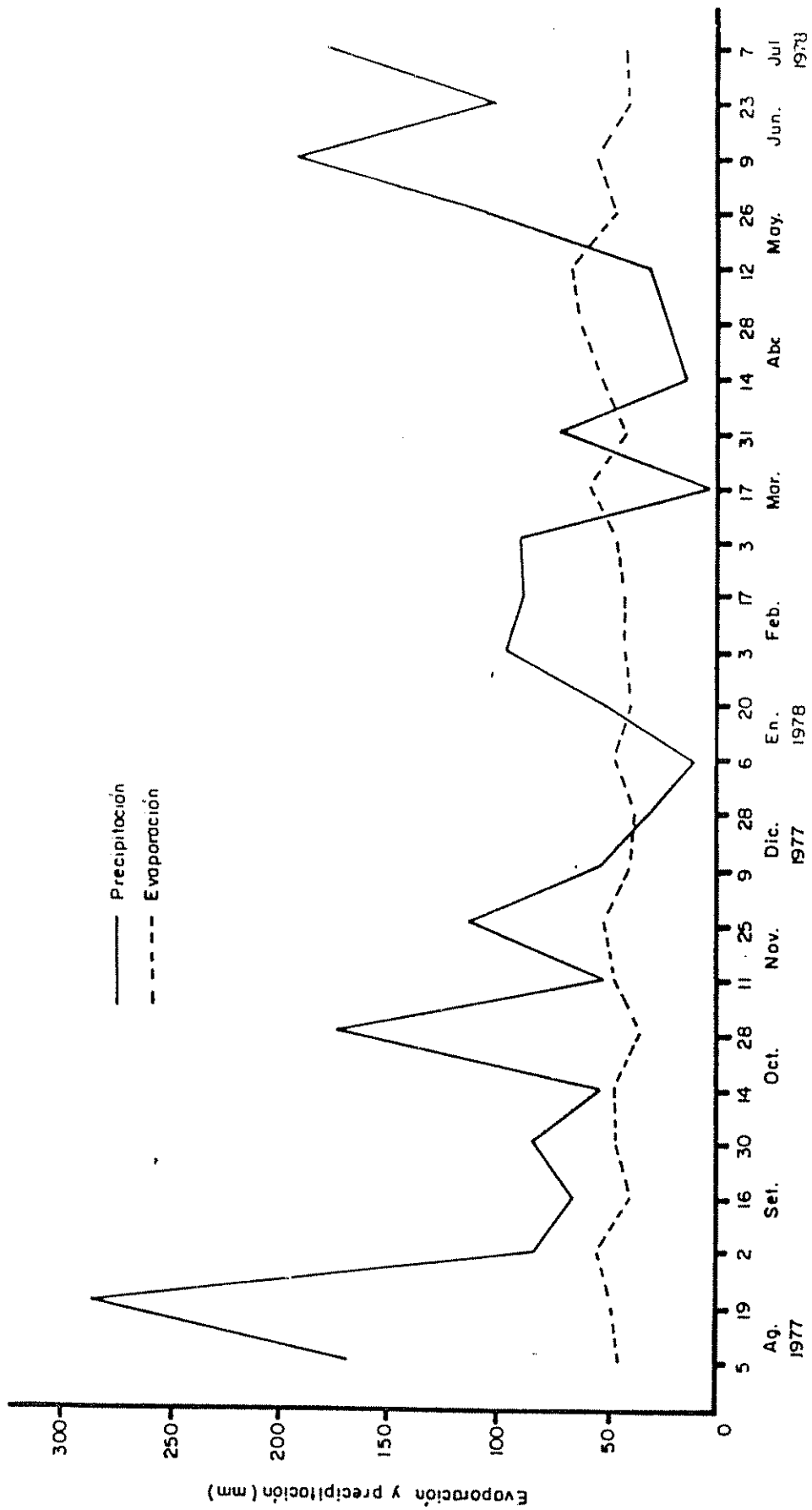


Fig. 9 Precipitación y evaporación quincenal en Turrialba, Costa Rica. De agosto de 1977 a julio de 1978

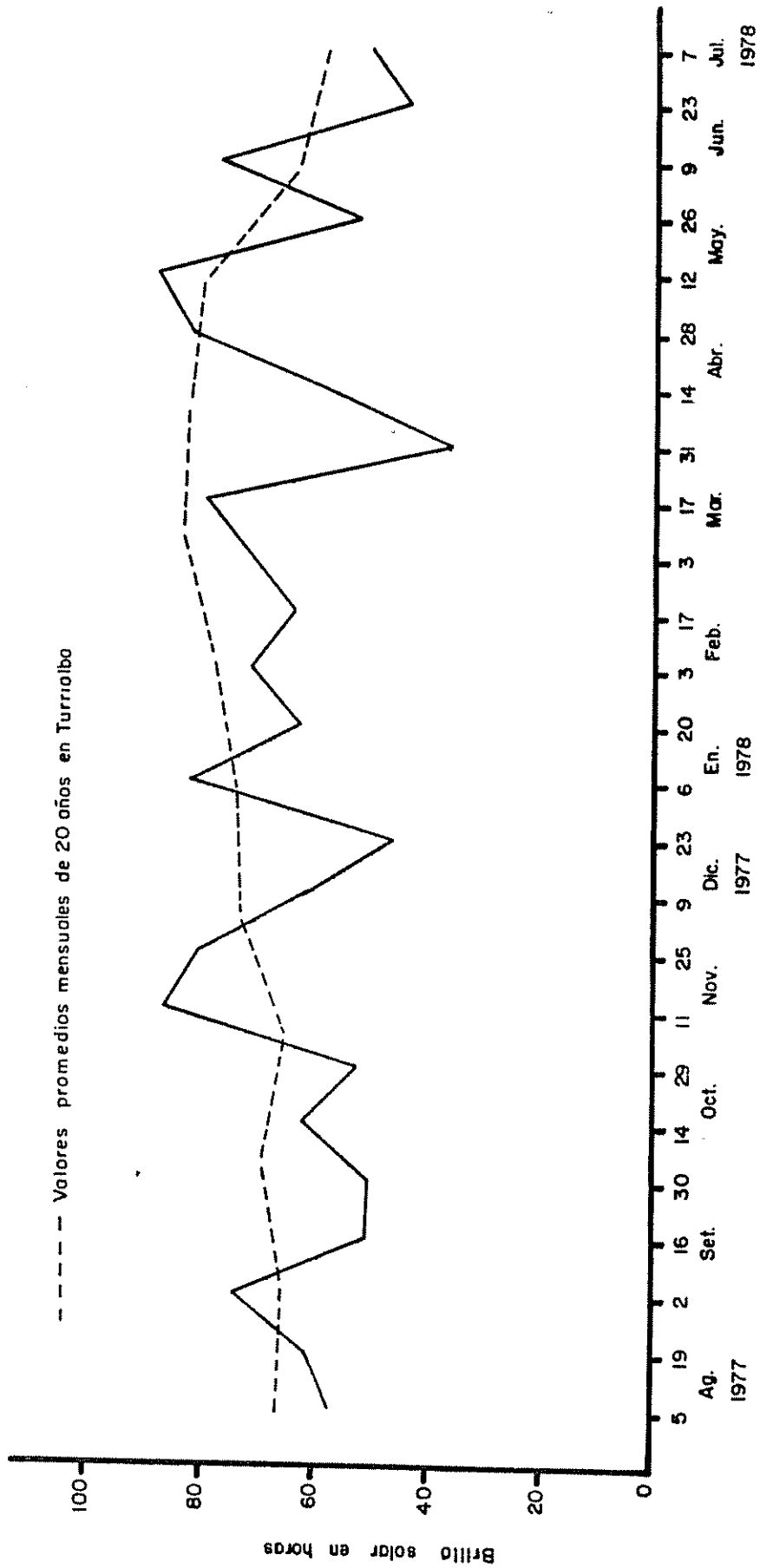


Fig. 10 Brillo solar quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

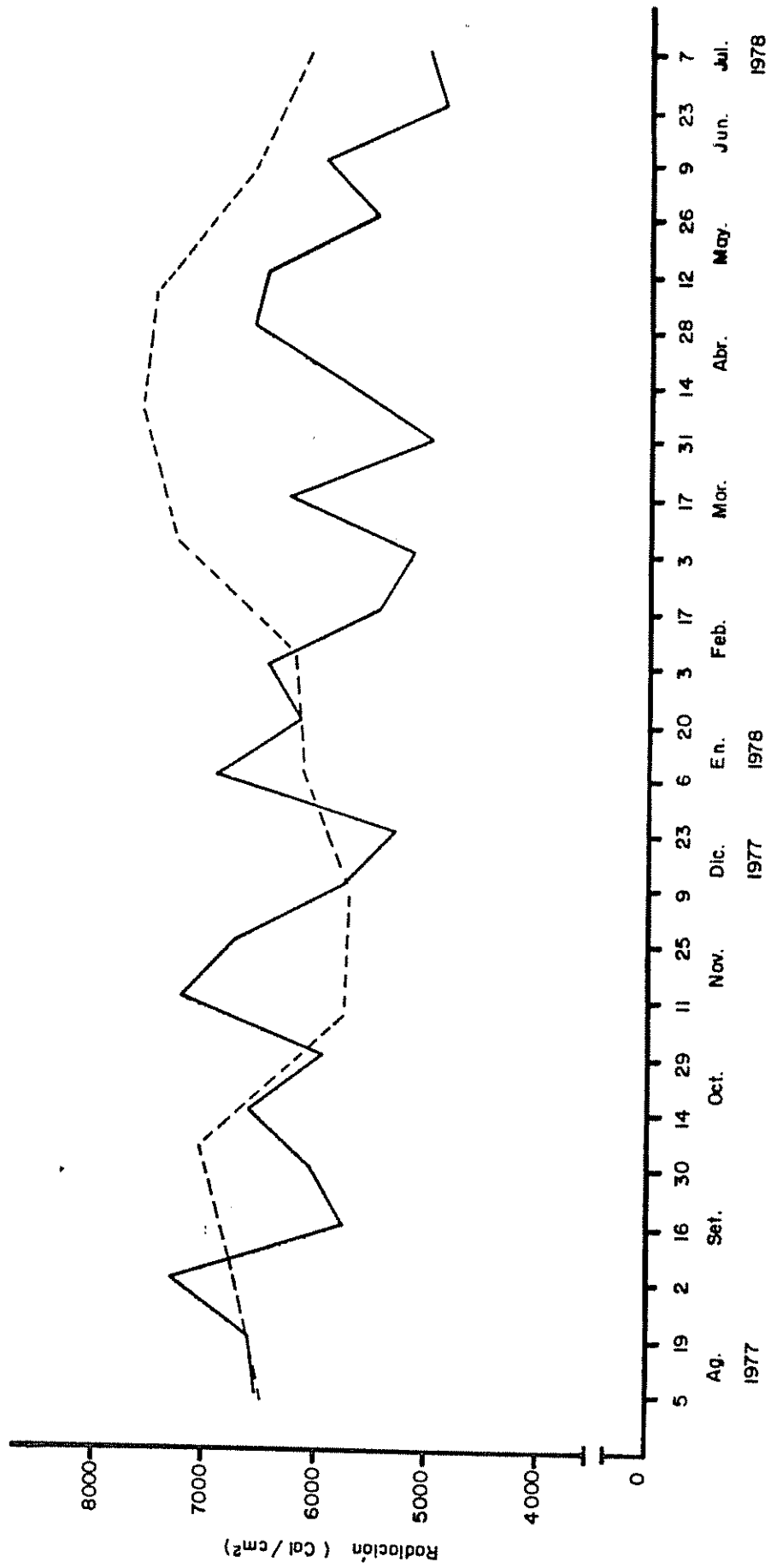


Fig. II Radiación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

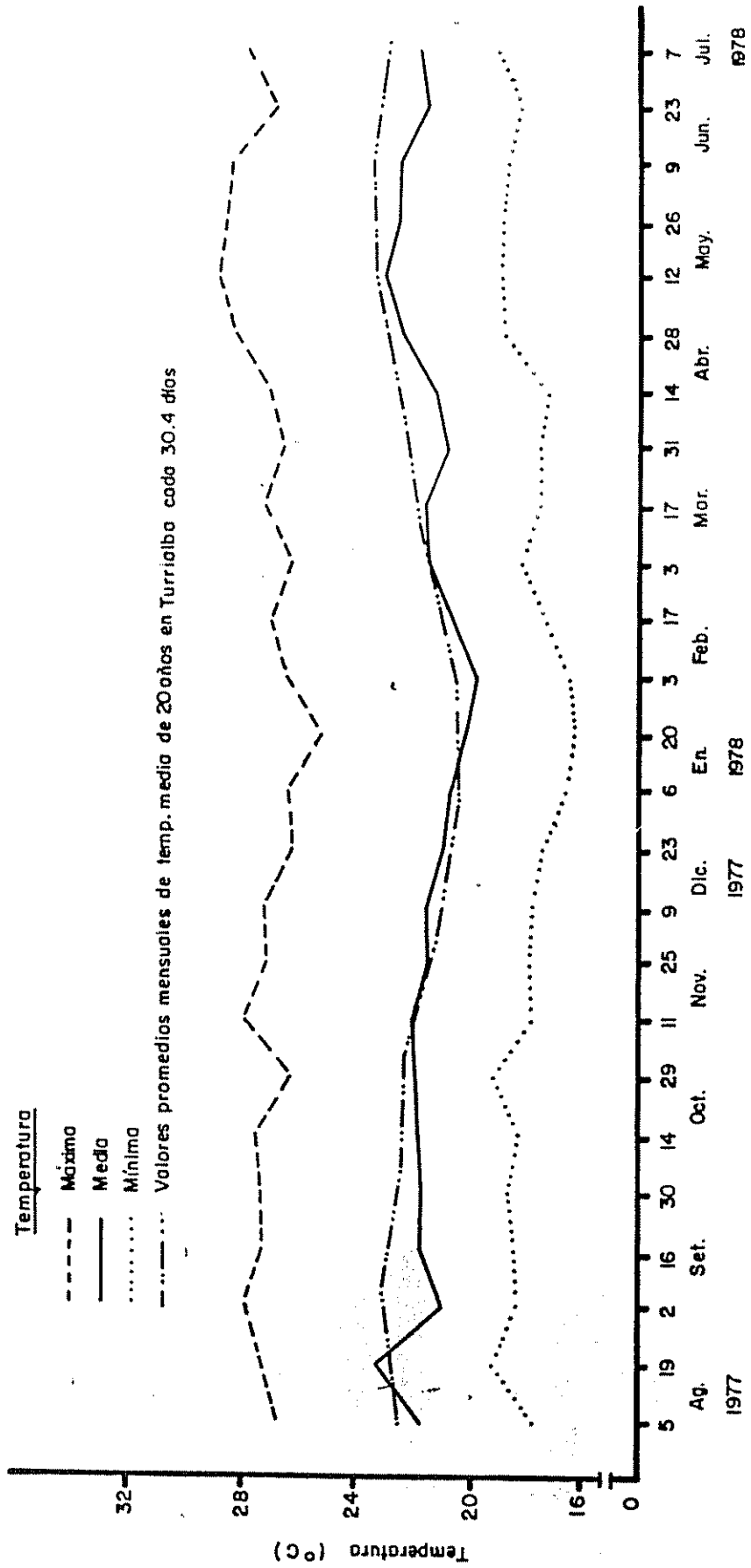


Fig. 12 Temperatura máxima, media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

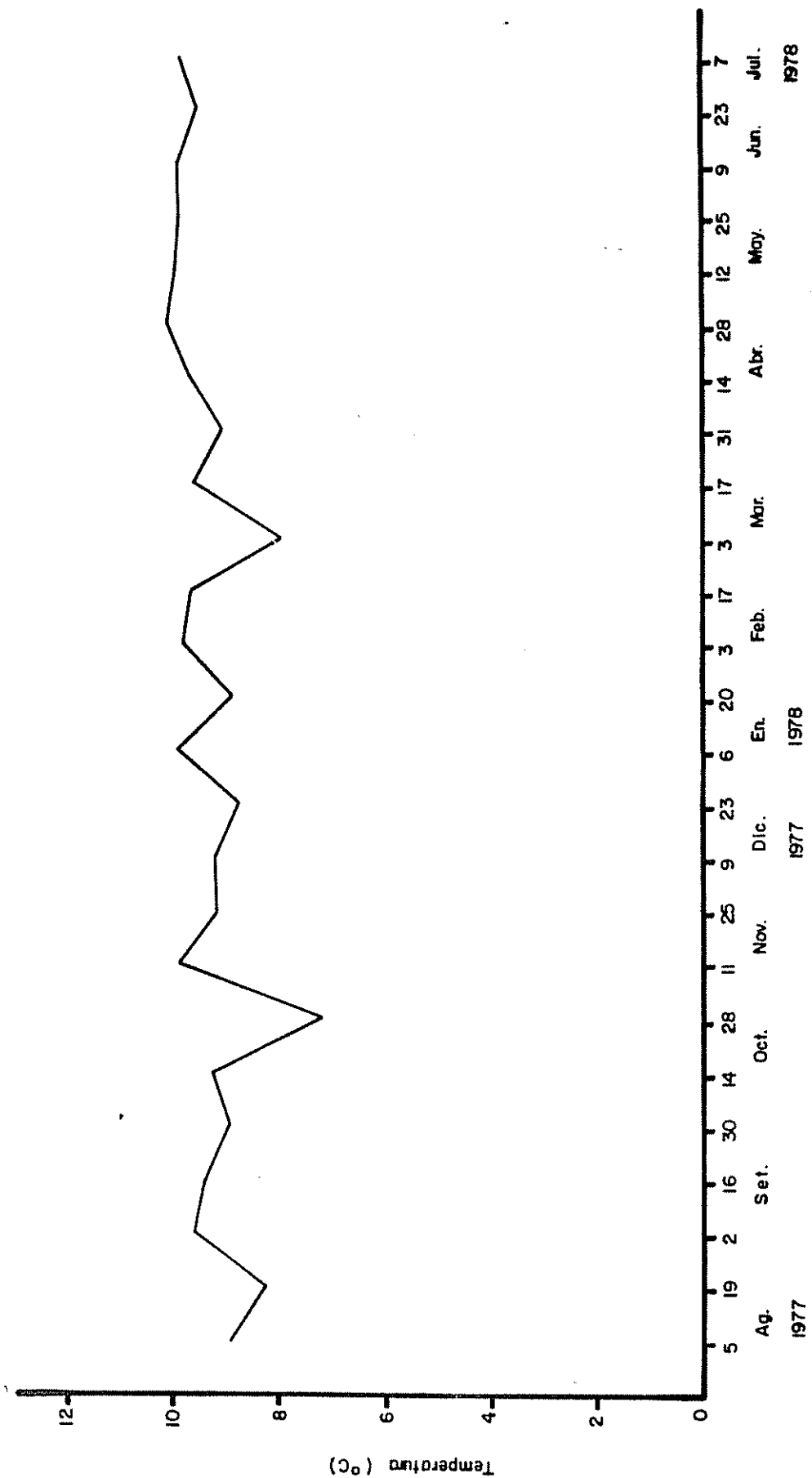


Fig. 14 Diferencia entre temperaturas máximas y mínimas quincendales en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1977 a julio de 1978

Cuadro 6 Humedad relativa, temperatura y diferencia entre temperatura máxima y mínima de Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978.

Fecha	Humedad media %	relativa mínima %	Temperatura máxima °C	Temperatura media °C	Temperatura mínima °C	Diferencia temperatura máxima y mínima
6- 8-76 al 19- 8-76	89,0	57,5	26,93	21,27	17,89	9,04
20- 8-76 al 2- 9-76	89,9	57,2	27	21,73	18,19	8,81
3- 9-76 al 16- 9-76	91,8	59,8	27,18	21,36	18,99	8,19
17- 9-76 al 30- 9-76	89,4	54,6	27,59	22	18,56	9,03
1-10-76 al 14-10-76	88,2	55,2	27,8	22,46	19,17	8,63
15-10-76 al 28-10-76	89,4	56,7	27,3	21,66	17,88	9,42
29-10-76 al 11-11-76	93,4	68,9	24,85	20,8	18,36	6,49
12-11-76 al 25-11-76	89,2	55,4	27,32	21,94	18,59	8,73
26-11-76 al 9-12-76	88,2	53,6	27,28	21,56	17,10	10,18
10-12-76 al 23-12-76	90,0	60,5	25,61	20,53	17,32	8,29
24-12-76 al 6- 1-77	84,4	48,1	25,99	22,91	14,85	11,14
7- 1-77 al 20- 1-77	88,1	56,7	24,8	19,41	16,02	8,78
21- 1-77 al 3- 2-77	89,2	59,6	25,19	20,04	16,12	9,07
4- 2-77 al 17- 2-77	89,1	56,8	25,85	21,43	17,16	8,69
18- 2-77 al 3- 3-77	88,1	53,9	26,16	20,78	17,26	8,9
4- 3-77 al 17- 3-77	89,6	59,6	26,1	21,25	17,6	8,5
18- 3-77 al 31- 3-77	89,1	57,6	26,3	21,29	17,87	8,43
1- 4-77 al 14- 4-77	86,4	52,2	26,84	20,56	16,70	10,14
15- 4-77 al 28- 4-77	88,4	53,9	29,92	22,38	18,87	11,05
29- 4-77 al 12- 5-77	86,0	50,6	26,37	22,44	18,03	8,34
13- 5-77 al 26- 5-77	84,9	47,7	29,34	23,06	18,44	10,9
27- 5-77 al 9- 6-77	88,5	52	28,66	22,71	18,51	10,15
10- 6-77 al 23- 6-77	90,6	57,6	27,44	22,34	19,13	8,31
24- 6-77 al 7- 7-77	91,9	60,3	26,74	21,55	18,82	7,92
8- 7-77 al 21- 7-77	94,0	65,9	26,31	21,55	19,07	7,24
22- 7-77 al 4- 8-77	91,2	61,7	26,76	21,62	17,87	8,89
5- 8-77 al 18- 8-77	90,3	59,3	27,24	23,06	19,02	8,22
19- 8-77 al 1- 9-77	88,6	55,6	27,92	20,84	18,36	9,56
2- 9-77 al 15- 9-77	91,1	58,1	27,20	21,79	18,41	8,79
16- 9-77 al 29- 9-77	89,9	57,4	27,14	21,75	18,68	8,46
30- 9-77 al 13-10-77	88,6	54,8	27,55	21,83	18,26	9,29
14-10-77 al 27-10-77	93,4	66,0	26,28	21,94	19,14	7,14
28-10-77 al 10-11-77	89,2	56,8	27,8	22	17,92	9,88
11-11-77 al 24-11-77	89,6	57,6	27	21,47	17,89	9,11
25-11-77 al 8-12-77	90,1	55,6	27,09	21,44	17,92	9,17
9-12-77 al 22-12-77	89,7	56,0	26,14	20,87	17,4	8,74
23-12-77 al 5- 1-78	88,1	54,9	26,36	20,69	16,48	9,88
6- 1-78 al 19- 1-78	88,8	60,5	25,16	20,1	16,35	8,81
20- 1-78 al 2- 2-78	87,1	53,7	26,32	19,73	16,60	9,72
3- 2-78 al 16- 2-78	89,7	61,1	26,82	20,59	17,27	9,55
17- 2-78 al 2- 3-78	89,8	58,9	26,07	21,27	18,15	7,92
3- 3-78 al 16- 3-78	86,7	55,3	27,05	21,55	17,52	9,53
17- 3-78 al 30- 3-78	90,2	57,9	26,55	20,78	17,55	9
31- 3-78 al 13- 4-78	85,9	51,5	26,90	21,20	17,32	9,58
14- 4-78 al 27- 4-78	85,0	49,90	28,10	22,38	18,07	10,03
28- 4-78 al 11- 5-78	86,4	55,9	28,75	22,93	18,81	9,94
12- 5-78 al 25- 5-78	90,6	60,4	28,49	22,50	18,9	9,59
26- 5-78 al 8- 6-78	90,2	60,2	28,31	22,41	18,7	9,61
9- 6-78 al 22- 6-78	91,3	63,3	26,78	21,54	18,2	8,58
23- 6-78 al 6- 7-78	92,2	60,7	27,72	21,67	18,85	8,87

4.1 Brotadura.

4.1.1 Brotadura de la comunidad boscosa.

Del análisis fenológico de 38 especies observadas en la comunidad (Cuadro 2), la brotadura presentó los valores fenológicos más altos el 5 de agosto de 1977 y el 17 de marzo de 1978, con 1,28 y 1,36 respectivamente (Cuadro 3 y Figura 5 y 6).

El análisis de Regresión Lineal Múltiple (R.L.M) muestra que el 61% de la variación en la brotadura de la comunidad puede ser asociada significativamente por cuatro parámetros climáticos que son la precipitación, la temperatura máxima, el brillo solar y la evaporación. De estas cuatro variables la precipitación y la evaporación son positivas, la primera significativa y la segunda altamente significativa; la temperatura máxima y el brillo solar mostraron tendencia negativa, la primera significativa y la segunda muy significativa (Cuadro 4).

Ello indica que cuando aumenta la precipitación y evaporación, disminuyen la temperatura máxima y el brillo solar, aumenta la brotadura.

El 5 y 19 de agosto se observó un alto valor fenológico de la brotadura, así como los valores altos de precipitación con respecto al período de observación. Marzo y abril, también presentan valores fenológicos de brotadura altos y la precipitación de valores bajos respecto al período de observación. El 17 de marzo de 1978 se observó la precipitación más baja del período de catorce días con 6mm (Cuadro 3 y 5, Figura 7).

En los Cuadros 5 y 6 se detalla que en agosto de 1977 presentaron brotadura treinta y dos especies y treinta y cuatro en marzo, en octubre y enero mostraban brotadura veintitres y veintiocho especies respectivamente.

El Cuadro 7 nos muestra que el 39% de las especies presentan brotadura todo el año, el 34,2% una vez al año, el 23% dos veces al año distribuidas de la siguiente manera: 2,6% con dos períodos largos de cuatro a seis meses, el 13% con un período largo y uno corto, y el 2,6% con dos períodos cortos, mientras que el 2,6% presentan brotadura en tres épocas del año con un período largo y dos cortos. En la Figura 15 se muestra cuántos árboles presentaban la brotadura del total de los observados.

4.1.2 Brotadura de Goethalsia melantha.

Esta especie dominante se observó la brotadura máxima del 5 y 8 de agosto en que se inició la observación, así como el 2 de setiembre los valores fenológicos de 3,2; 2,43; 0,57; respectivamente. Se inició nuevamente el fenómeno el 26 de mayo hasta el 7 de julio de 1978 con valores de 1,57; 2,74 y 3, para cada período de dos semanas lo que indica que el período de brotadura de la especie es de finales de mayo a principios de setiembre (Cuadro 8, Figura 16).

El análisis de regresión indica que el 50% de la variación en la brotadura se relaciona directa y positivamente con la precipitación en forma altamente significativa (Cuadro 9).

Cuadro 7. Brotadura por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Brotadura	Número especies	%
Todo el año	15	39,6
Un período al año mayor de 6 meses	13	34,2
Dos períodos al año		
-Regulares		
- Los dos períodos largos de 4 a 6 meses	1	2,6
- Los dos períodos cortos de 1 a 2 meses	1	2,6
-Irregulares		
- Un período largo (4 a 6 meses) y uno corto de (1 a 3 meses máximo)	7	18,4
Tres períodos al año		
- Un período largo de 4 a 6 meses y dos cortos de 1 mes a 2 meses, máximo	1	2,6

Número de árboles observados por especie

Especies observadas fenológicamente	Período de observación																										
	Agosto 1977	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre 1977	Enero 1978	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio 1978															
56	2	4	6	6	6	4	4	4	6	6	6	1	1	1	3	2	3	4	4	4	4	3	3	5	5		
55	4	4	3	1	1	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	6	6	7
36	7	7	6	6	6	5	5	4	5	5	5	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
5	6	6	6	5	5	3	4	3	3	3	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6	6	6	6
54	7	7	7	7	7	5	5	4	4	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
7	7	7	3	1	1	2	3	5	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
32	7	7	7	4	3	1	2	3	5	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
7	7	7	7	7	7	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
30	6	6	6	5	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	7	7	7	7	7	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
26	7	6	6	3	3	1	2	3	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
24	7	7	7	5	3	4	4	3	3	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
7	7	6	6	6	6	2	2	2	4	3	4	3	4	3	5	6	7	7	7	7	7	7	7	6	6	6	6
22	3	3	2	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
4	4	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	7	7	7	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	7	7	6	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	7	7	7	7	5	5	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
16	5	5	4	3	2	2	2	2	4	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
14	1	1	3	3	3	1	1	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
12	7	7	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
10	7	7	7	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
8	6	5	5	3	2	2	2	3	3	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	5	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

* Especies en que un árbol de la muestra murió en el período de observación

Fig. 15 Período de brotación de las especies observadas de un bosque en Turrialba, Costa Rica

Cuadro, 8.

Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de *Goethalsia meiantha* (Donn. Smith) Burret,

Fecha	Brotadura	Caída de Follaje	Floración	Fructificación
5- 8-77	3,2	0,28	0	0
19- 8-77	2,43	0,28	1,00	0
2- 9-77	0,57	0	3,00	0
16- 9-77	0	0	4,00	0
30- 9-77	0	1,00	4,00	0
14-10-77	0	1,00	2,00	0
28-10-77	0	1,00	1,00	0
11-11-77	0	1,00	0	0
25-11-77	0	1,00	0	0
9-12-77	0	1,00	0	0,85
23-12-77	0	1,00	0	2
6- 1-78	0	1,00	0	3
20- 1-78	0	1,00	0	3
3- 2-78	0	1,00	0	3
17- 2-78	0	1,00	0	2
3- 3-78	0	1,00	0	2
17- 3-78	0	2,00	0	2
31- 3-78	0	2,00	0	1
14- 4-78	0	2,00	0	1
28- 4-78	0	3,00	0	1
12- 5-78	0	3,00	0	1
26- 5-78	1,57	4,00	0	0,28
9- 6-78	3,7	0	0	0,28
23- 7-78	4,00	0	0	0
7- 7-78	3,00	0	0	0

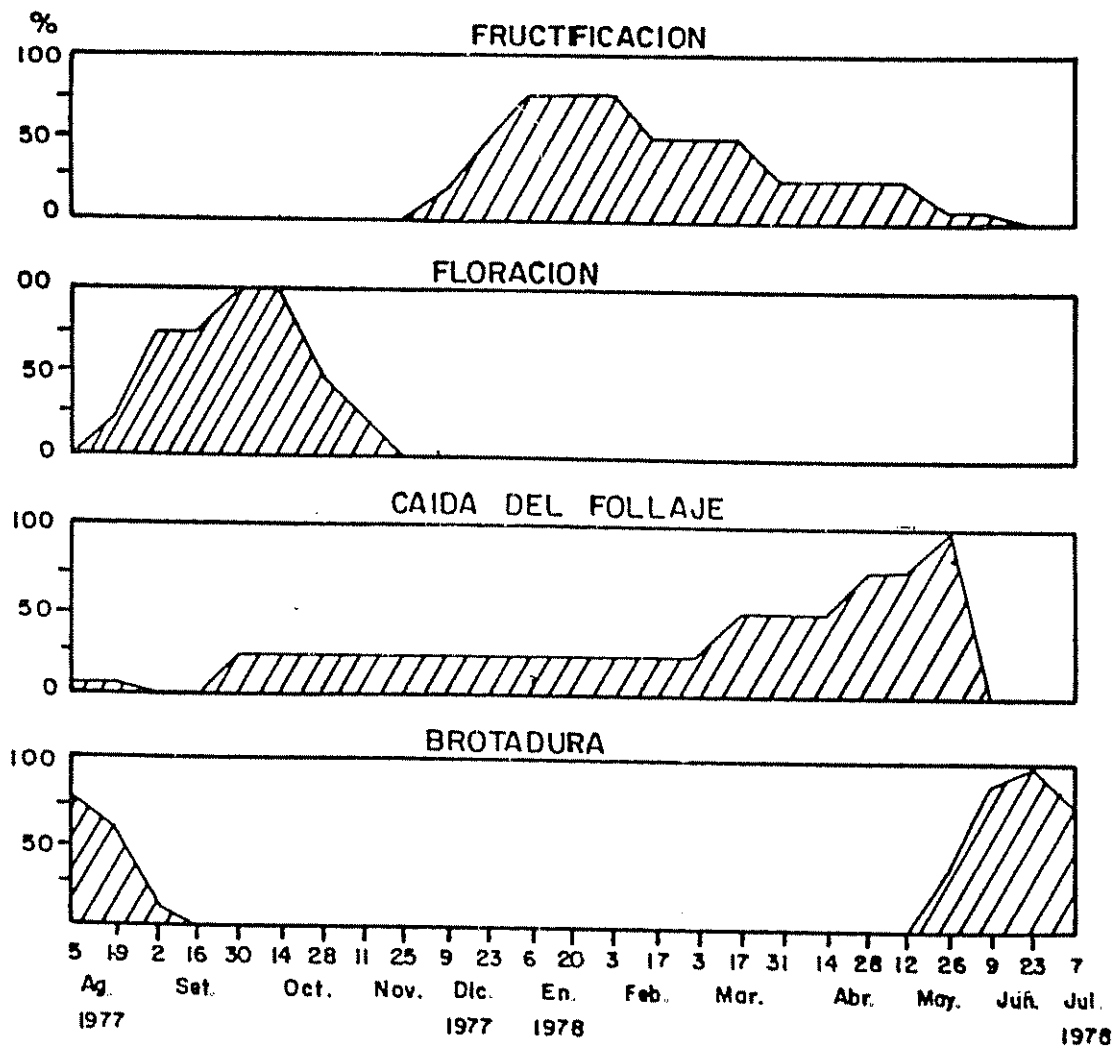


Fig. 16 Dendrofenograma de *Goethalsia melantha* (Donn. Smith) Burret

Cuadro 9

Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de Geothalsia meliantha (Donn. Smith) Burret, y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Brotadura	Caída de follaje	Floración	Fructificación
r^2	50.36	25.39	61.72	84.86
CV. PC.	128.599	80.997	143.125	49.626
Constante	-6.5839 E-01	2.4519 E + 01	-1.3168 E + 01	2.6785 E + 01
Variables significativas	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05
Variable Coeficiente T	Precipitación 1.6947 E-02 4.725***	Humedad rel. media -2.6161 E-01 -2.736*	Temperatura mínima 1.9720 E + 00 3.667**	Brillo solar 4.3875 E-04 4.160***
Variable Coeficiente T			Radiación calórica 1.3721 E-02 3.622**	Temp. máxima-Temp. mín. -3.7414 E-01 -2.100*
Variable Coeficiente T			Precipitación -1.0052 E-02 -2.428*	Radiación calórica -6.3643 E-03 -3.248**
Variable Coeficiente T			Temperatura media -1.2037 E + 00 -2.558*	Temperatura mínima -1.1897 E + 00 -9.182***
Variable Coeficiente T			Brillo solar -5.0068 E - 04 -2.531*	

En el Cuadro 5 y Figura 3 se observa claramente valores altos de precipitación para el 5 y 19 de agosto de 1977, 170 y 287 mm, respectivamente, y un descenso a partir del 2 de setiembre con 82 mm, para luego aumentar a partir del 26 de mayo de 1978 con 104 mm.

4.1.3 Brotadura de Cecropia insignis.

La brotadura de esta especie se presentó durante todo el año con valores fenológicos altos, en agosto de 1977, 2,3 y 2. El 2, 16 y 30 setiembre 1,88; 1,75 y 1,5. El 3, 17 y 31 de marzo de 1978 subió a valores de 1,25; 1,5 y 1,25, respectivamente (Cuadro 10 y Figura 17).

Del análisis de regresión se desprende que 51% de la variación en la brotadura de Cecropia insignis se debe a la temperatura máxima, al brillo solar, a la humedad relativa media, a la evaporación y radiación calórica, siendo las dos primeras variables negativas y las últimas tres positivas, así como las cuatro primeras significativas y la radiación calórica muy significativa, que afectan indirecta o directamente ese aspecto fenológico. A mayor temperatura máxima y brillo solar, menor será la brotadura del guarumo, y a mayor humedad relativa media, evaporación y radiación calórica mayor será su brotadura (Cuadro 11).

Las mediciones del 5 y 19 de agosto presentaron valores de humedad relativa de 91,2 y 90,3 respectivamente, la evaporación de 47 y 48 mm, y la radiación de 6537 y 6561 cal/cm² y un brillo solar de 4 y 4,4 y una temperatura de 26,8°C y 27°C respectivamente.

Setiembre presentó en los días 2, 19 y 30 los siguientes valores: humedad relativa media 89; 91 y 90; evaporación 55; 40 y 48 mm; radiación 7260; 5742 y 6036 cal/cm², el brillo solar de 5,29; 3,64 y 3,58 horas y una temperatura máxima de 27,92; 27,20 y 27,14°C.

Marzo presentó los valores promedios siguientes: humedad relativa media 90; 87 y 90%; evaporación 48; 58 y 42 mm, radiación 5107; 6252 y 4953 cal/cm², brillo solar de 5,1; 5,7 y 2,6 horas y una temperatura máxima de 21,3; 21,6 y 20,8 °C (Cuadro 5 y Figuras 3 y 4).

4.1.4 Brotadura de Luehea seemannii.

Se observaron en estas especies tres períodos de brotación, uno del 5 de agosto al 9 de diciembre de 1977, otro del 3 de febrero al 17 de marzo de 1978 y el tercero del 23 de junio al 7 de julio de 1978, con valores máximos el 5 y el 19 de agosto (Cuadro 12 y Figura 18).

El análisis de Regresión Lineal Múltiple indicó que el brillo solar, la radiación calórica y precipitación se asocian a la variación de la brotación en un 49%, el brillo solar negativo y significativo, la radiación y la precipitación positivas, la primera significativa y la segunda muy significativa.

Lo anterior sugiere que a mayor radiación y precipitación mayor será la brotación del guácimo colorado, y a mayor brillo solar esta será menor. (Cuadro 13).

Cuadro 10 Valores fenológicos promedios, de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de *Cecropia insignis* Liebm.

Fecha	Brotadura	Caída de Follaje	Floración	Fructificación
5- 8-77	2,37	1,88	0	0
19- 8-77	2,00	1,5	0	0
2- 9-77	1,88	1,00	0	0
16- 9-77	1,75	1,00	0	0
30- 9-77	1,5	1,00	0	0
14-10-77	1,00	1,00	0	0
28-10-77	1,00	1,00	0	0
11-11-77	1,00	1,00	0	0
25-11-77	1,00	1,00	0,125	0
9-12-77	1,00	1,38	0	0
23-12-77	1,00	1,88	0,125	0
6- 1-78	1,00	1,5	0,5	0
20- 1-78	1,00	1,63	0,125	0
3- 2-78	1,13	1,00	0,125	0
17- 2-78	1,13	1,00	0,125	0
3- 3-78	1,25	0,875	0,875	0,5
17- 3-78	1,5	0,875	0,63	0,125
31- 3-78	1,25	0,75	0,37	0,125
14- 4-78	1,00	0,5	0,37	0,125
28- 4-78	1,00	0,37	0,5	0,125
12- 5-78	1,00	0,37	0,75	0,37
26- 5-78	1,00	0,5	0,37	0,37
9- 6-78	1,00	0,5	0,37	0,5
23- 6-78	1,00	0,5	0,63	0,5
7- 7-78	1,00	0,5	0,63	0,5

Cuadro 11

Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de *Cecropia insignis* Liebm.
y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Brotadura	Caída de follaje	Floración	Fructificación
$r^2, \%$	51	62.92	72.63	72.95
CV. PC.	24.859	30.256	59.362	88.444
Constante	-9.2131 E + 00	1.3559 E + 00	1.2236 E - 00	-4.6312 E + 00
Variable significativa	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05
Variable Coeficiente T	Hum. rel. media 1.4698 E-01 2.628*	Hum. rel. media 8.0071 E-02 2.351*	Brillo solar 1.1613 E-04 2.780*	Brillo solar 6.8172 E-05 2.260*
Variable Coeficiente T	Evaporación 6.0182 E-02 2.863*	Radiación calórica 3.8083 E-03 3.698**	Evaporación 1.8155 E-02 2.841**	Evaporación 1.8435 E-02 3.503**
Variable Coeficiente T	Rad. calórica 4.3610 E-03 3.328**	Temp. máxima -3.6230 E-01 -4.878***	Radiación calórica -4.25016 - 03 -6.277***	Humedad rel. media 5.7388 E-01 3.289**
Variable Coeficiente T	Temp. máxima -2.4768 E-01 -2.093*			Radiación calórica -2.7885 E-03 -5.765***
Variable Coeficiente T	Brillo solar -2.2903 E-04 -2.775*			

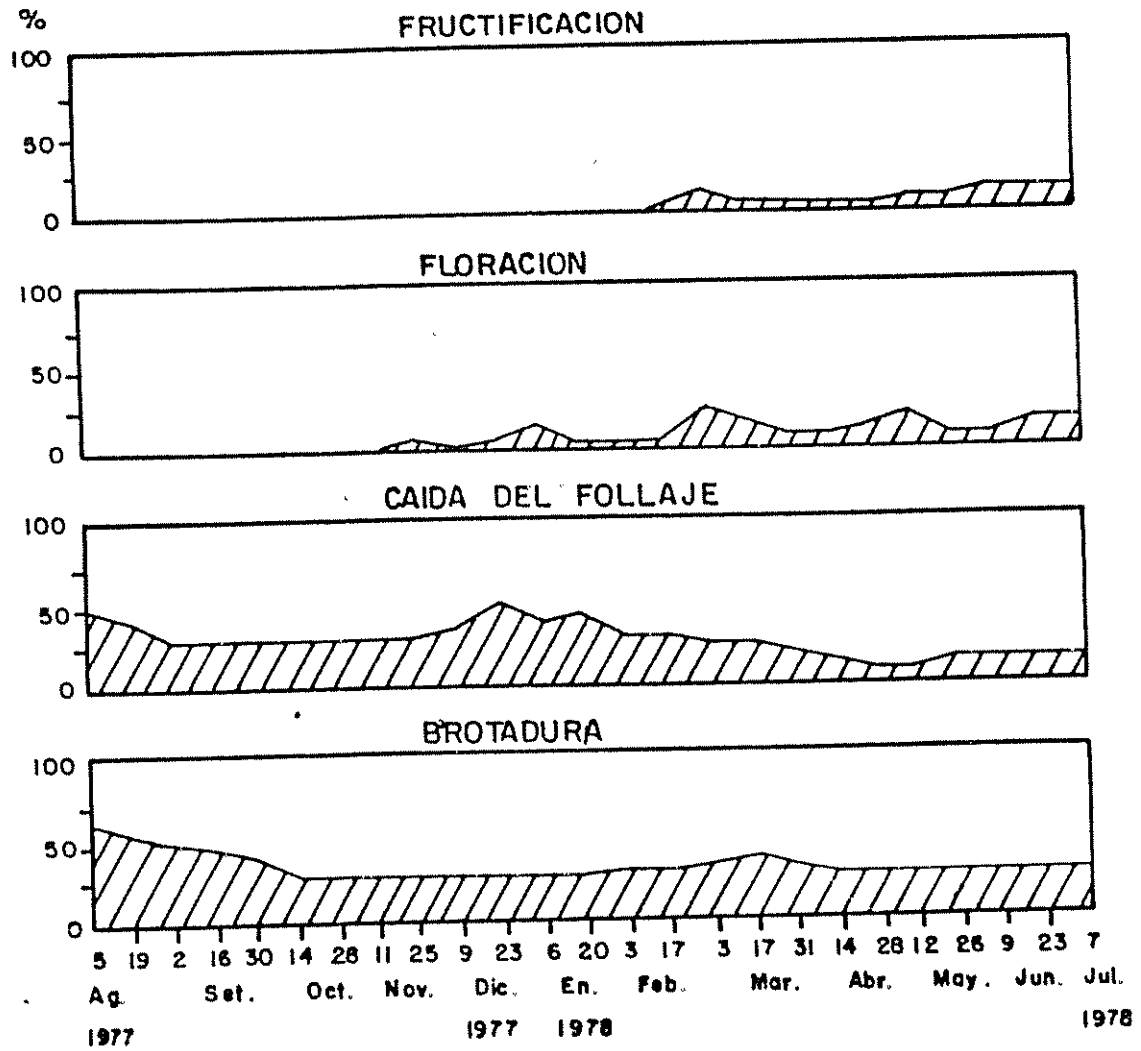


Fig. 17 Dendrofenograma de *Cecropia insignis* Liebm.

Cuadro 12 Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de *Luehea seemani* Triana y Planch.

Fecha	Brotadura	Caída de Follaje	Floración	Fructificación
5- 8-77	2,15	0,71	0	0
19- 8-77	2,00	0,86	0	0
2- 9-77	1,57	0,86	0	0
16- 9-77	1,14	1,14	0	0
30- 9-77	0,86	1,14	0	0
14-10-77	0,14	1,57	0	0
28-10-77	0,14	1,57	0	0
11-11-77	0,14	1,57	0	0
9-12-77	0,14	0,85	0	0
23-12-77	0	1,14	0	0
6- 1-78	0	1,29	0	0
20- 1-78	0	1,20	0	0
3- 2-78	0,14	1,57	0	0
17- 2-78	0,14	1,42	0	0
3- 3-78	0,14	1,57	0	0
17- 3-78	0,14	1,71	0	0
31- 3-78	0	2,00	0	0
14- 4-78	0	2,00	0	0
28- 4-78	0	2,28	0	0
12- 5-78	0	2,42	0	0
26- 5-78	0	2,7	0	0
9- 6-78	0	3,5	0	0
23- 6-78	1,00	3,1	0	0
7- 7-78	1,14	2	0	0

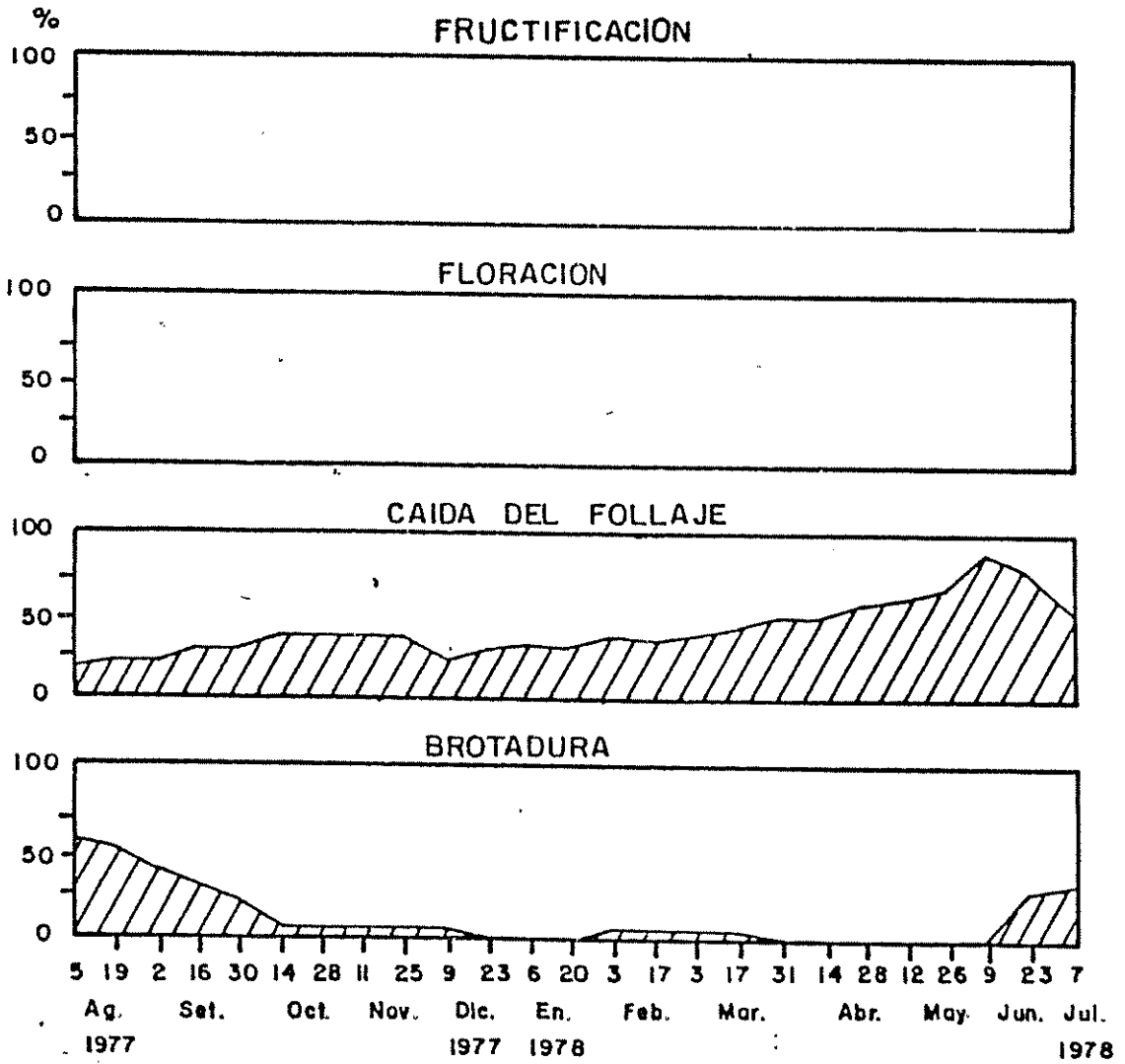


Fig. 18 Dendroferograma de *Luehea seemannii* Triana & Planch.

El 5 y 19 de agosto se observaron los siguientes valores de los parámetros climáticos significativos: precipitación 170 y 287 mm, brillo solar 4,1 y 4,4 horas, radiación calorica 6537 y 6561 cal/cm (Cuadro 5 y Figura 3).

4.1.5 Brotadura de Miconia elata.

Presentó esta especie dos períodos de brotadura, uno del 5 de agosto al 30 de setiembre de 1977 y otro del 23 de diciembre de 1977 al 12 de mayo de 1978, con valores máximos el 20 de enero y el 3 y 17 de febrero (Cuadro 14 y Figura 19).

El análisis de Regresión Lineal Múltiple (R.L.M) indicó que en 41,41%, la variación de brotadura puede asociarse a la temperatura mínima negativa y altamente significativa, por lo que se deduce que, entre más baja sea la temperatura mínima Miconia elata presenta mayor brotadura (Cuadro 15).

El 20 de enero, el 3 y 17 de febrero de 1978 presentaron temperaturas mínimas de 16; 17,17°C, respectivamente (Cuadro 6 y Figura 4).

4.2 Caída de follaje.

4.2.1 Caída de follaje de la comunidad boscosa

La caída de follaje presenta su máximo valor fenológico el 28 de octubre de 1979 con 1,51 y las quincenas siguientes con valores de 1,46; 1,44; 1,29; etc. Disminuye hasta presentar su valor mínimo de 0,6 el 7 de julio de 1978 (Figura 5).

Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de *Luehea seemanni* Triana &

Planch. y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Brotadura	Caída de follaje	Floración	Fructificación
r^2	49.5	62.19	--	--
CV. PC.	112.866	29.155	--	--
Constante	-2.1134 E+00	1.1872 E+01	--	--
Variable significativas	P = 0.05	P = 0.05	--	--
Variable Coeficiente T	Rad. calórica 6.1538 E-03 2.816*	Hum. rel. mínima 1.4831 E-01 2.660*	--	--
Variable Coeficiente T	Precipitación 5.7092 E-03 2.906**	Temp. máxima 5.0440 E-01 4.101***	--	--
Variable Coeficiente T	Brillo solar -2.5346 E-04 -2.346*	Hum. rel. media -3.2069 E-01 -3.096**	--	--
Variable Coeficiente T		Radiación calórica -6.2900 -03 -3.710**	--	--

Cuadro 14 Valores fenológicos promedios de brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de *Miconia elata* (Swartz) DC.

Fecha	Brotadura	Caída de Follaje	Floración	Fructificación
5- 8-77	0,47	1,14	1,14	0
19- 8-77	0,43	1,14	1,43	0
2- 9-77	0,29	1,14	2,14	0
16- 9-77	0,43	1,14	2,14	0
30- 9-77	0,43	1,14	1,86	1,00
14-10-77	0	1,14	1,00	1,14
28-10-77	0	1,14	0,43	1,14
11-11-77	0	1,14	0,43	1,00
25-11-77	0	1,14	0,14	1,00
9-12-77	0	1,14	0	0,57
23-12-77	0,29	1,00	0	0,71
6- 1-78	0,71	0,86	0,14	1,00
20- 1-78	0,86	1,00	0,14	1,00
3- 2-78	0,86	0,86	0,14	1,14
17- 2-78	0,86	0,86	0,14	1,28
3- 3-78	0,43	0,14	2,86	0
17- 3-78	0,57	0,14	2,86	0
31- 3-78	0,57	0,14	1,86	0
14- 4-78	0,57	0,14	0,43	2,00
28- 4-78	0,57	0,29	0	2,14
12- 5-78	0,71	1,00	0	2,00
26- 5-78	0	1,00	0	1,00
9- 6-78	0	1,00	0	1,00
23- 6-78	0	1,00	0	1,00
7- 7-78	0	1,14	0	0,71

Cuadro 15. Análisis de correlación lineal múltiple de los valores fenológicos de *Miconia elata*. (Swartz.) DC. y los parámetros climáticos en Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Brotadura	Caída de follaje	Floración	Fructificación
$r^2, \%$	41.41	73.87	36.58	45.43
CV. PC.	65.015	24.54	107.825	65.075
Constante	4.8875 E+00	-8.9626 E+00	-4.0728 E+01	3.3633 E+01
Variable significativa	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05	P = 0.05
Variable Coeficiente T	Temp. mínima -2.5082 E-01 -3.943***	Hum. rel. mínima 3.2952 - 02 2.206*	Evaporación 1.8936 E-01 3.128**	Temp. máxima 5.7319 E-01 2.479*
Variable Coeficiente T	Temp. máxima 2.8940 E-01 4.206***	Temp. máxima 2.8940 E-01 4.206***	Humedad rel. media 8.7150 E-01 2.930**	Hum. rel. mínima 1.6151 E-01 2.262*
Variable Coeficiente T	Radiación calórica 3.6816 - 03 4.852***	Radiación calórica 3.6816 - 03 4.852***	Hum. rel. mínima -2.6166 E-01 -2.292*	Evaporación -8.2585 E-02 -2.182*
Variable Coeficiente T	Evaporación -4.4763 E-02 -4.744***	Evaporación -4.4763 E-02 -4.744***	Temperatura máxima -1.1155 E+00 -3.016**	Hum. rel. media -6.0152 E-01 -3.234**

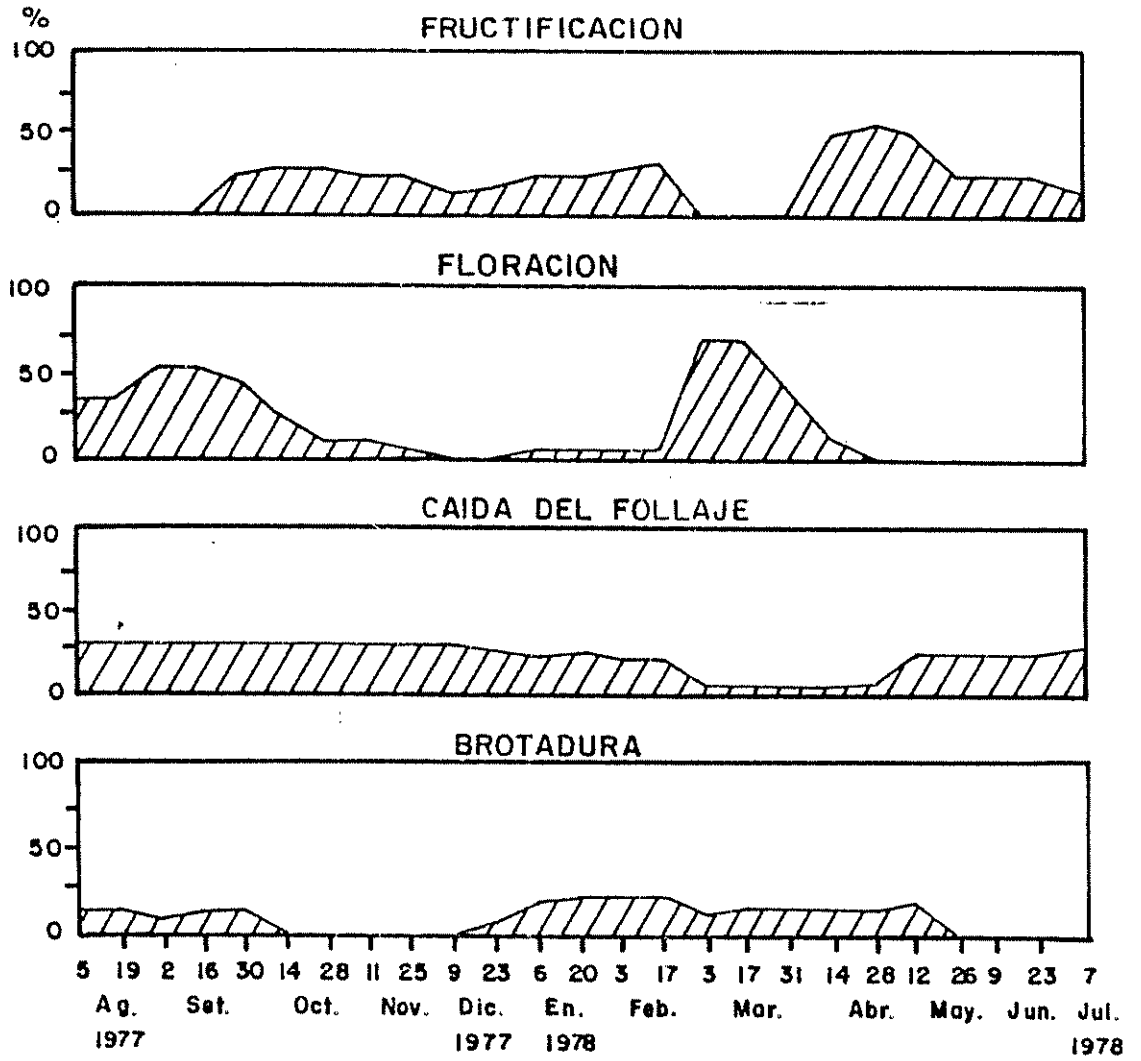


Fig 19 Dendrofenograma de *Miconia elata* (Swartz) DC.

La Regresión Lineal Múltiple (R.L.M) indica que el 75% de la variación en la caída de follaje de la comunidad se asocia a la precipitación, evaporación y radiación calórica, presentando las dos primeras tendencias negativas, la primera significativa y la segunda altamente significativa. La radiación calórica es positiva y altamente significativa.

El 5 y 19 de agosto de 1977 las precipitaciones fueron de 170 y 287 mm y en octubre de 1977 de 53 mm y 174,8 mm y el 10 de noviembre de 1977 de 52 mm. El 26 de mayo de 1978 la precipitación es de 104 mm y la caída de follaje tiene un leve aumento a 82 en su valor fenológico (Cuadro 5 y Figura 5).

La evaporación el 28 de octubre de 1977 es de 36 mm y el 7 de julio de 1978 es de 42 mm (Cuadro 5 y Figura 8).

La radiación calórica como se observa en el Cuadro 5 y en la Figura 10, es de 5937 cal/cm^2 el 28 de octubre y de 7260 cal/cm^2 el 1 de setiembre de 1977, fecha en que la caída de follaje de la comunidad aumenta notablemente.

La Figura 20 detalla que en octubre de 1977 las 38 especies presentaron caída de follaje, excepto Guarea microcarpa que la presentó sólo a partir de la segunda semana, mientras que en julio de 1978, 26 especies presentaban caída de follaje. Se observa en la misma Figura como un alto porcentaje de las especies presentan caída de follaje desde agosto de 1977, fecha en que se inició la observación, hasta marzo y abril de 1978.

Un 47,6% de las especies presentaron caída de follaje todo el año, 36,8% un período al año por un espacio de más de seis meses, 15,8% dos veces al año, de las cuales 13,2% con un período largo de cinco a ocho meses y uno corto de uno a tres meses y 2,6% con dos períodos largos de cinco a seis meses (Cuadro 16). En la Figura 20 se muestra cuantos árboles presentaban la caída de follaje del total de los observados.

4.2.2 Caída de follaje de Goethalsia meiantha.

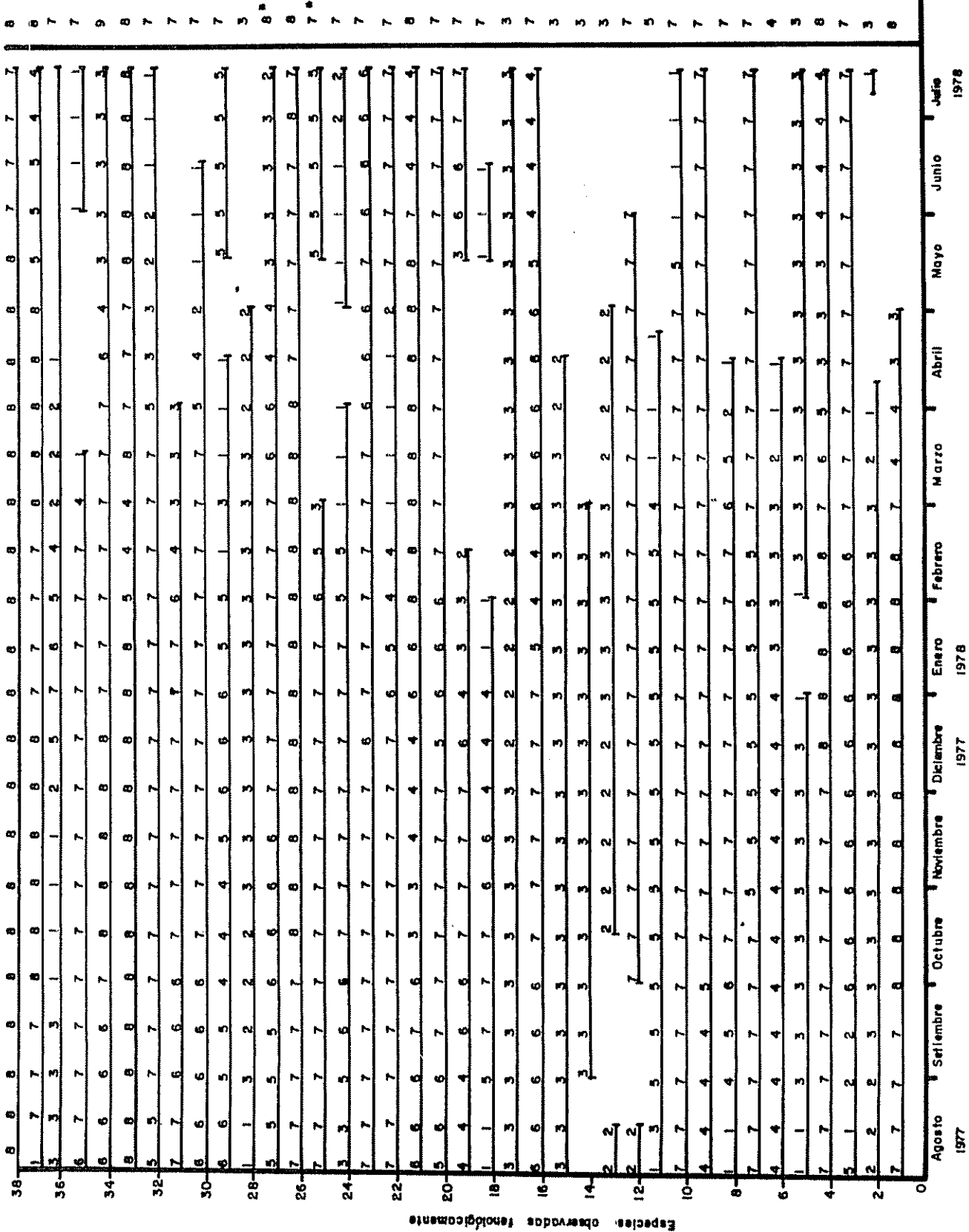
La caída de follaje se inicia en los últimos días de setiembre con un valor fenológico de 1 y se mantiene con un porcentaje bajo hasta el 17 de marzo de 1978, en que presentan un valor fenológico de 2, fecha a partir de la cual se inicia una fuerte caída llegando los árboles a estar completamente desnudos de hojas el 26 de mayo de 1978, fecha en que el valor fenológico es de 4. En este momento empieza a aparecer muchos renuevos con hojitas de color anaranjado y como el árbol es una especie dominante el bosque tiene una atractiva apariencia de renovación (Cuadro 8 y Figura 16).

La variación en la caída de follaje se explica en un 25% por la humedad relativa media significativa y con tendencia negativa, o sea que, al disminuir la humedad relativa media aumenta la caída de follaje. Del Cuadro 6 y la Figura 4 se desprende que de todo el año de observación los valores más bajos de humedad relativa media corresponden al 14 y 28 de abril de 1978 con 86% y 85%, periodos en que la caída de follaje de esta especie presenta los valores fenológicos medios de 2 y 3 (Cuadro 8).

Cuadro 16 Caída de follaje por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Caída de follaje	Número de especies	%
Todo el año	18	47,6
Un período al año mayor de 6 meses	14	36,8
Dos períodos al año		
-Dos períodos largos de 5 a 8 meses	1	2,6
-Un período largo (de 5 a 8 meses) y uno corto (de 1 a 3 meses máximo)	5	13,2

Número de árboles observados por especie



* Especies en que un árbol de la muestra murió en el periodo de observación

Fig.20 Periodo de caída de follaje de las especies observadas de un bosque en Turrialba, Costa Rica

4.2.3 Caída de follaje de Cecropia insignis.

La caída de follaje en esta especie, al igual que la brotación, se presenta durante todo el año, con los valores más altos de 1,88 y 1,5 el 5 y 19 de agosto de 1977, así como el 23 de diciembre de 1977, 6 y 20 de enero de 1978 con valores de 1,88; 1,5 y 1,63, respectivamente (Cuadro 10 y Figura 17).

El análisis de regresión indica que la variación en la caída del follaje se relaciona con la humedad relativa media, la radiación calórica y la temperatura máxima, siendo las primeras variables positivas, (significativa y muy significativa, respectivamente) y la tercera negativa, altamente significativa (Cuadro 11).

Se aprecia entonces, que al aumentar la humedad relativa media y la radiación calórica, aumenta la caída de follaje del guarumo y que al aumentar la temperatura máxima, ésta disminuye.

El 5 y 19 de agosto se observaron los siguientes valores de esos parámetros climáticos: humedad relativa media de 91 y 90%, radiación de 6537 y 6561 cal/cm² y la temperatura máxima de 27 y 27°C, respectivamente.

El 23 de diciembre de 1977 la humedad relativa media y la radiación calórica presentaron valores de 90% y 5299 cal/cm², y una temperatura máxima de 26°C.

Para el 6 y 20 de enero se observa una humedad relativa media de 88 y 89%, una radiación calórica de 6877 y 6120 cal/cm² y temperatura máxima de 26,4°C y 25,2°C, respectivamente (Cuadro 5 y 6, Figura 3 y 4).

4.2.4 Caída de follaje de Luehea seemannii.

Se observa que esta especie bota hojas durante todo el año presentando sus valores más altos el 28 de abril al 7 de julio de 1978 y sus valores máximos absolutos dentro de este período, el 9 y 23 de junio (Cuadro 12 y Figura 18).

El análisis de regresión indica que la variación en la caída del follaje se debe a la humedad relativa mínima y la temperatura máxima que la influencia positivamente, la primera significativa y la segunda altamente significativa, así como la humedad relativa media y la radiación calórica que influye negativamente y son muy significativas ambas (Cuadro 13).

El 9 y 23 de junio se observaron los siguientes valores de clima: humedad relativa mínima 60 y 63%, temperatura máxima 28,3°C y 26,8°C, humedad relativa media 90% y 91% y radiación calórica 5928 cal/cm² y 4893 cal/cm² (Figuras 5 y 6).

4.2.5 Caída de follaje de Miconia elata.

La caída de follaje se presentó durante todo el año con un período largo del 5 de agosto al 9 de diciembre de 1977 con su valor máximo de 1,14 durante todo este período (Cuadro 14).

El análisis de regresión indicó que la variación en la caída de follaje está determinada en un 73,87% por humedad relativa, temperatura máxima, radiación y evaporación, las tres primeras positivas, la última negativa. La humedad relativa significativa y el resto altamente significativas (Cuadro 15).

4.3 Floración.

4.3.1 Floración de la comunidad boscosa.

La floración de la comunidad boscosa presenta sus valores máximos el 30 de setiembre de 1977 y el 3 de marzo de 1978 con 0,316 y 0,383 respectivamente (Cuadro 3 y Figuras 5 y 6).

La Regresión Lineal Múltiple (R.L.M) indica que los parámetros climáticos de evaporación, temperatura media y la diferencia entre la temperatura máxima y la mínima se asocian en un 42% a la variación en la floración de esta comunidad.

La evaporación resultó significativa positivamente; el aumento de evaporación favorece la floración y sus valores el 30 de setiembre de 1977 y el 3 de marzo de 1978 fueron de 48 mm y 43 mm, respectivamente.

La temperatura media y la diferencia entre temperatura máxima y mínima, ambas muy significativas y con tendencias negativas, indican que conforme ambas aumentan disminuye la floración en la comunidad (Cuadro 4)

La temperatura media y las diferencias entre temperaturas máxima y mínima es de 21,8°C y 21,3°C; 8,5°C y 7,9°C, en las fechas mencionadas (Cuadro 6 y Figuras 12 y 14).

En la Figura 21 se observa que el valor fenológico del 30 de setiembre lo dan 6 especies (7, 12, 13, 21, 2, 26), mientras que el valor del 3 de marzo lo dan 10 especies (4, 5, 9, 18, 19, 22, 33, 36, 37, 38) y sólo Miconia elata se encontraba con flor en ambos momentos.

El Cuadro 17 indica que el 55,3% de las especies florecen una vez al año, 13,2% dos veces al año y en un 31,6% de las especies no se observó floración pero sí fructificación.

4.3.2 Floración de Goethalsia meiantha.

Inicia su floración el 19 de agosto con un valor fenológico de 1, fecha en que la especie termina de producir su brotadura, alcanzando un 100% de floración el 16 y 30 de setiembre de 1977 y terminando el 28 de octubre de ese año con un valor de 1, a partir del 30 de setiembre las flores empiezan a caer en grandes cantidades confundiéndose el ruido que producen en muchas ocasiones con una lluvia ligera (Cuadro 8 y Figura 16).

Un 61,72% de la variación de la floración del guácimo se explica por precipitación, temperatura y brillo solar, todos ellos negativos y significativos, así como por la temperatura mínima y la radiación calórica, ambos positivos y muy significativos. De esta forma, a valores más bajos de precipitación, temperatura media y brillo solar mayor será la floración y conforme la temperatura mínima y radiación calórica aumenta, mayor será la floración (Cuadro 9).

Cuadro 17 Floración por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Floración	Número de especies	%
Ausente	12	31,6
Un período al año	21	55,3
Dos períodos al año	5	13,2

La floración está ausente, pero presente la fructificación en 6 especies, o sea un 15.8% del total de las especies observadas.

El 16 y 30 de setiembre los valores de los parámetros climáticos significativos son los siguientes: precipitación 65mm y 85mm, temperatura media 21,8°C y 21,8°C, el brillo solar 3,6 y 3,6 horas, la temperatura mínima 58,1°C y 57,4°C, la radiación calórica 5742 cal/cm² y 6036 cal/cm² (Cuadro 5 y 6 y Figuras 3 y 4).

4.3.3 Floración de Cecropia insignis.

En el guarumo la floración se inicia el 25 de noviembre de 1977 y continúa aumentando y disminuyendo hasta el 7 de julio de 1978, presentando el 3 de marzo su máximo valor fenológico de 875 y el 12 de mayo un valor de 75 (Cuadro 10 y Figura 17).

El análisis de regresión indica que el brillo solar, evaporación y radiación calórica influyen la variación de la floración en un 72,63%, las dos primeras variables positivas, significativa y muy significativa. Esto indica que al aumentar el brillo solar y la evaporación aumenta la floración, por el contrario al aumentar la radiación disminuye (Cuadro 11).

El 3 de marzo el brillo solar y la evaporación presentan valores de 5,1 horas y 47,6 mm, la radiación calórica de 5107 cal/cm²; el 12 de mayo el brillo solar fue de 6,33 horas, la evaporación de 65,8 mm y la radiación de 64,47 cal/cm² (Cuadro 5 y Figura 3).

4.3.4 Floración de Luehea seemanii.

Esta especie no presentó floración durante el período en observación por lo que se supone que la misma se dé cada dos o más años.

4.3.5 Floración de Miconia elata.

Presenta dos períodos de floración, uno del 5 de agosto al 25 de noviembre de 1977 y otro del 6 de enero al 14 de abril de 1978, con valores máximo el 2 y 16 de setiembre y el 3 y 17 de marzo, correspondiendo dos picos a cada período (Cuadro 14 y Figura 19).

La humedad relativa mínima, la temperatura máxima, evaporación y la humedad relativa media determinan en un 36,58% la variación de la floración en esta especie. La humedad relativa y la temperatura máxima, la primera significativa y la segunda muy significativa, son ambas negativas, lo que significa que al aumentar estas dos variables climáticas, disminuye la floración. La evaporación y la humedad relativa media, ambas muy significativas y positivas, indican que un aumento de ellas favorecen la floración (Cuadro 15).

El 2 y 16 de setiembre los parámetros climáticos significativos para la floración alcanzan los siguientes valores: la humedad relativa mínima 56 y 58%, la temperatura mínima 7,9 y 27,2°C, la evaporación 60 y 40 mm, la humedad relativa media 89 y 91%.

El 3 y 17 de marzo los parámetros significativos presentaron los siguientes valores, respectivamente: humedad relativa mínima 59% y 55%, la temperatura mínima 26,1°C y

27,1°C, la evaporación 48 y 58 mm y la humedad relativa media 90 y 87% (Cuadros 5 y 6 Figuras 3 y 4).

4.4 Fructificación.

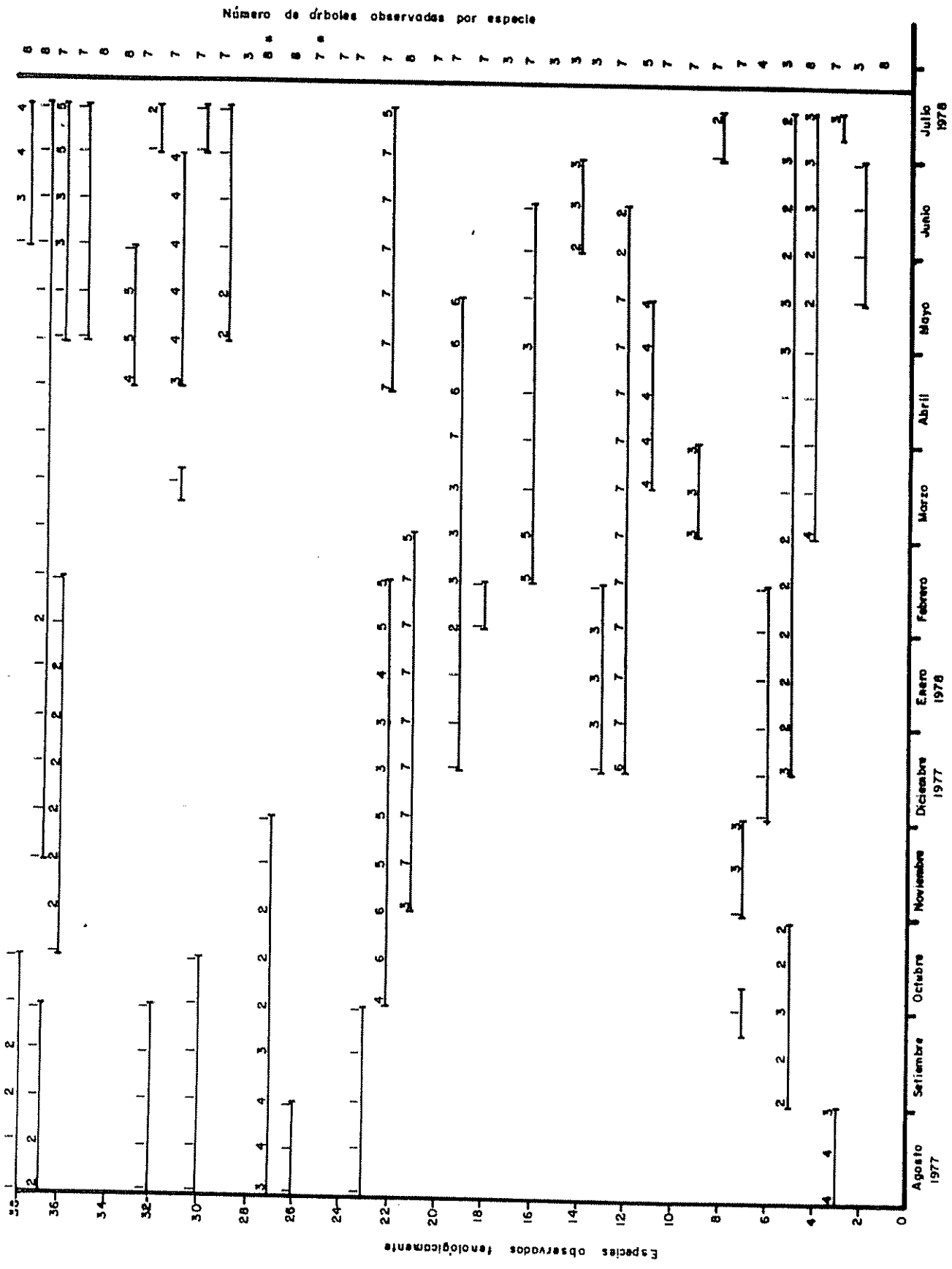
4.4.1 Fructificación de la comunidad boscosa.

La fructificación se presenta del 23 de diciembre de 1977 al 3 de febrero de 1978, los valores fenológicos más altos fueron 304, 320 y 321, el 12 de mayo de 1978 presenta un valor de 279 y el 9 de junio 294 (Cuadro 3 y Figura 5).

El análisis de Regresión Lineal Múltiple (R.L.M.) muestra que el 25,76% de la variación en la fructificación de la comunidad se asocia a la temperatura mínima, la que es significativa y con tendencia negativa. Por tanto la fructificación se favorece con las menores temperaturas mínimas (Cuadro 4).

Los valores más bajos de temperatura mínima del período de observación se dieron el 6 y 20 de enero con 16,48 y 16,35°C, el 3 de febrero un 16,6 ° C, época en que el valor fenológico de la fructificación de la comunidad aumenta. Sin embargo, para el 12 de mayo y el 9 de junio de 1978 en que la fructificación presenta el segundo pico, las temperaturas fueron de 18,8 ° C y 18,7 ° C respectivamente (Cuadro 3 y 5 y Figuras 5 y 12).

De la Figura 22 se desprende que en diciembre de 1977 y enero de 1978 fructificaron 9 especies (5; 6; 12; 13; 19; 21; 22; 36 y 37) mientras que en mayo y junio lo hicieron 16 de ellas (2; 4; 5; 11; 12; 14; 16; 19; 22; 29; 31; 33; 35; 36; 37; 38).



* Especies en que un árbol de la muestra murió en el periodo de observación

Fig.2.2 Período de fructificación de las especies de un bosque en Turrialba, Costa Rica

Del total de especies observadas el 60,5% fructificaron una vez al año, 15,7% lo hicieron dos veces al año y un 23,7% no presentó el fenómeno (Cuadro 18).

4.4.2 Fructificación de Goethalsia meiantha.

La fructificación se inicia el 9 de diciembre de 1977, con un valor fenológico de 0,85, inmediatamente después de finalizada la floración, obteniendo sus valores máximos el 6 y 20 de enero y el 3 de febrero de 1978 para concluir el 9 de junio del mismo año (Cuadro 8 y Figura 16).

Del análisis de regresión se observa que la variación de la fructificación del guácimo se asocia en un 84,86% por la diferencia entre la temperatura máxima y mínima, la radiación calórica y el brillo solar, negativas las tres primeras y significativas, el brillo solar positivo y altamente significativo. Ello indica que conforme los tres primeros parámetros aumentan, disminuye la fructificación y conforme aumenta el brillo solar ésta se ve favorecida (Cuadro 9).

El 6 y 20 de enero, y el 3 de febrero de 1978 presentan los siguientes valores de los parámetros climáticos significativos: diferencia entre temperatura máxima y mínima 9,9; 8,8 y 9,7°C, radiación 6899; 6114 cal/cm², temperatura mínima 16,5; 16,4 y 16,6 °C y brillo solar 5,8; 4,5 y 5,1 horas (Cuadros 5 y 6 y Figuras 3 y 4).

Cuadro 18 Fructificación por período en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

Fructificación	Número de especies	%
Ausente	9	23,7
Un período al año	23	60,5
Dos períodos al año	6	15,7

La fructificación está ausente, pero presente la floración en 3 especies o sea un 7,9% del total de las especies observadas.

4.4.3 Fructificación de Cecropia insignis.

La fructificación se inicia el 3 de marzo, con un valor fenológico de 0,5 y continúa hasta el 7 de julio de 1978. Los valores más altos se presentaron desde el 12 de mayo con 0,37 hasta el 7 de julio con 0,5 (Cuadro 10 y Figura 17).

La variación de la fructificación está asociada en un 72,95% por el brillo solar, la humedad relativa, la evaporación y la radiación, las tres primeras variables positivas, la primera significativa y la segunda y tercera muy significativas. La radiación es altamente significativa y negativa. Significa entonces que a mayor brillo solar, humedad relativa y evaporación, mayor será la fructificación, y a mayor radiación ésta será menor (Cuadro 11).

El período del 13 y 26 de mayo, 9 y 23 de junio y 7 de julio presentan los siguientes valores de los parámetros climáticos, respectivamente: brillo solar 6,3; 2,8; 5,6; 3,2 y 3,6 horas, humedad relativa media 86,4, 90,6; 90,2; 91,3 y 92,2%, evaporación 66; 47; 55; 41 y 42 mm y radiación 6447; 5493; 5928; 4893; 5052 cal/cm² (Cuadro 5 y 6 y Figuras 3 y 4).

4.4.4 Fructificación de Luehea seemannii.

Durante el período de estudio no se observó fructificación.

4.4.5 Fructificación de Miconia elata.

Se observaron dos períodos de fructificación,

uno del 30 de setiembre de 1977 al 17 de febrero de 1978, y del 14 de abril al 7 de julio de 1978, el primer período con un valor máximo de 1,28 el 17 de febrero de 1978 y el segundo con 2 y 2,14 el 14 y 28 de abril, respectivamente (Cuadro 14 y Figura 19).

La temperatura máxima, humedad relativa mínima, evaporación y humedad media determinan en un 45,43% la variación de la fructificación. La temperatura máxima y la humedad relativa mínima, ambas significativas y positivas, influyen directamente la fructificación. La evaporación y humedad relativa, ambas negativas, la primera significativa y la segunda muy significativa, afectan indirectamente la fructificación (Cuadro 15).

El 17 de febrero la temperatura máxima fue de 26,8°C, la humedad relativa mínima de 61%, la evaporación de 43,5 mm y la humedad relativa media de 90%.

El 14 y 28 de abril los parámetros significativos presentaron los siguientes valores respectivamente: temperatura máxima 26,9 y 28,1 °C, la humedad relativa mínima 52 y 50%, la evaporación 53,2 y 64 mm y la humedad relativa media 86 y 85% (Cuadro 5 y 6).

4.5 Periodicidad del comportamiento fenológico de la comunidad boscosa.

4.5.1 Brotadura.

Las treinta y ocho especies observadas en esta comunidad se agrupan de acuerdo a su comportamiento en cuatro grupos (Cuadro 7).

4.5.1.1 Todo el año.

Quince de ellas (39,5%), presentaron a lo largo de todo el año, brotación, estas especies fueron: Batocarpus costaricensis, Cecropia insignis, Clethra mexicana, Guarea microcarpa, Inga densiflora, Jacaranda copaia, Ocotea cooperi, Ocotea dendrodaphne, Phoebe acuminatissima, Pourouma aspera, Pseudolmedia malacocarpa, Sorocea sp, Tapirira brenesii, Unonopsis aff. panamensis y Virola sebifera (Cuadro 7).

4.5.1.2 Un período al año mayor de seis meses.

Las trece especies (34,2%) que presentaron un solo período de brotación al año fueron: Brosimum terrabanum, Castilla elastica, Celtis schippii, Croton schiedeanus, Goethalsia meiantha, Hasseltia floribunda, Hirtella trianda, Lacistema agregatum, Ocotea sp, (ira café), Ocotea sp, (quizarrá verde), Protium costaricense, Rollinia microsepala y Virola koschnyi (Cuadro 7).

4.5.1.3 Dos períodos al año.

4.5.1.3.1 Dos períodos largos de cuatro a seis meses.

Únicamente Ocotea nicaraguensis presenta este comportamiento, lo que representa un 2,69% de las especies observadas.

4.5.1.3.2 Un período largo de (cuatro a seis meses) y uno corto (de uno a tres meses, máximo).

Siete especies (18,4%), presentaron este comportamiento: Cecropia obtusifolia, Cordia allidora, Chrysophyllum sp, Eupatorium pittieri, Luehea seemannii, Miconia borealis, Miconia elata (Cuadro 7).

4.5.1.3.3 Dos periodos cortos de uno a dos meses.

La única especie que presenta su brotación de esta manera es la Goethalsia meianta, lo que presenta un 2,6% (Cuadro 7).

4.5.1.4 Tres periodos al año.

Unicamente Simarouba amara presentó este comportamiento (2,6%) (Cuadro 7).

4.5.2 Caída de follaje.

4.5.2.1 Todo el año.

Dieciocho especies (47,6%) presentaron la caída de follaje durante todo el año, ellas fueron: Castilla elastica, Cecropia insignis, Chrysophyllum sp, Cordia alliodora, Croton schiedeana, Inga densiflora, Inga punctata, Luehea seemannii, Miconia borealis, Miconia elata, Ocotea cooperi, Ocotea sp (ira café), Ocotea sp (quizarra verde), Rollinia microsepala, Simarouba amara, Soracea sp, Virola koschnyi y Virola sebifera (Cuadro 16).

4.5.2.2 Un periodo al año mayor de seis meses.

Catorce especies (36,8%) presentaron este comportamiento: Batocarpus costaricensis, Brosium terrabanum, Celtis schippii, Clethra mexicana, Eupatorium pittieri, Hasseltia floribunda, Hirtella trianda, Lacistema aggregatum, Ocotea nicaraguensis, Phoebe acuminatissima, Protium costaricensis, Pseudolmedia malacocarpa, Tapirira breneessii y Unonopsis aff.panamesis.

4.5.2.3 Dos periodos al año.

4.5.2.3.1 Dos periodos largos de cinco a ocho meses.

Unicamente Cecropia obtusifolia present6 este comportamiento lo que representa un 2,6% de las especies observadas (Cuadro 16).

4.5.2.3.2 Un periodo largo (de cinco a ocho meses) y uno corto (de uno a tres meses máximo).

Cinco especies (13,2%) presentaron este comportamiento: Goethalsia meiantha, Guarea microcarpa, Jacaranda copaia, Ocotea dendrodaphne, Pourouma aspera (Cuadro 16).

4.5.3 Floración

Veintiseis especies florecieron en el periodo de observación (68,5%), mientras que doce no presentaron este fenómeno (31,6%); (Cuadro 17): Botacarpus costaricensis, Brosimum terrabanum, Celtis schippii, Croton schiedeianus, Inga densiflora, Luehea seemannii, Ocotea cooperi, Ocotea dendrodaphne, Phoebe acuminatissima, Protium costaricense, Sorocea sp, Tapirira brenesii.

4.5.3.1 Un periodo al año.

Las veintiun especies (55,3%), que florecieron una en el periodo de observación, fueron: Castilla elastica, Cecropia insignis, Cecropia obtusifolia, Chrysophyllum sp, Clethra mexicana, Cordia allidora, Eupatorium pittieri, Goethalsia meiantha, Guarea microcarpa, Hasseltia floribunda, Hirtella trianda, Inga punctata, Lacistema aggregatum, Miconia borealis, Ocotea nicaraguensis, Ocotea sp (quizarrá verde), Pourouma aspera, Pseudolmedia malacocarpa, Rollinia microsepala, Simarouba amara, Virola sebifera.

Ocotea nicaraguensis presentó una pequeña y corta floración en los árboles observados, ninguno de los cuales estaba cerca del río; sin embargo, en árboles no comprendidos en este estudio situados junto al río, se observó una floración más abundante y por un período mayor.

4.5.3.2 Dos períodos al año.

Cinco especies (13,19%), florecieron dos veces al año. Estas fueron: Jacaranda copaia, Miconia elata, Ocotea sp (qizarra verde), Unonopsis aff. panamensis, Virola koschnyi.

4.5.3.3 Floración según brotación (Cuadro 19).

4.5.3.3.1 Floración simultánea a la brotación.

Las dieciocho especies (47,4%) que florecieron simultáneamente a la brotación fueron: Cecropia insignis, Chrysophyllum sp, Clethra mexicana, Guarea microcarpa, Hasseltia floribunda, Hirtella triandra, Inga punctata, Jacaranda copaia, Miconia borealis, Ocotea nicaraguensis, Ocotea sp (quizarrá verde), Pourouma aspera, Pseudolmedia malacocarpa, Rollinia microsepala, Simarouba amara, Unonopsis aff. panamensis, Virola koschnyi y Virola sebifera (Cuadro 19).

4.5.3.3.2 Floración no simultánea a la brotación.

Únicamente tres especies (7,9%), presentan la floración en momentos en que el árbol no presentó brotación: Catilla elastica, Cordia allidora, Goethalsia meiantha (Cuadro 19).

Cuadro 19 Floración según brotadura y caída del follaje en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

	** Número de especies	% *
Floración simultánea a la brotadura	18	47,4
Floración no simultánea a la brotadura	3	7,9
Floración simultánea y no simultánea a la brotadura	5	13,15
Floración simultánea a la caída de follaje	15	39,5
Floración no simultánea a la caída de follaje	4	10,5
Floración simultánea y no simultánea a la caída de follaje	7	18,4

* Los porcentajes se calcularon sobre el total de las especies observadas (38).

** Tanto los tres primeros grupos, como los segundos suman las 26 especies (68,4%) que presentaron floración.

4.5.3.3.3 Floración simultánea y no simultánea a la brotación.

Cinco especies (13,2%) se comportaron de esta forma: Cecropia obtusifolia, Eupatorium pittieri, Lacistema aggregatum, Miconia elata y Ocotea sp (ira café) (Cuadro 19).

4.5.3.4 Floración según caída de follaje.

4.5.3.4.1 Floración simultánea a la caída de follaje.

Las quince especies (39,5%) que florecieron simultáneamente con la caída de follaje fueron: Castilla elastica, Cecropia insignis, Cordia allidora, Chrysophyllum sp, Eupatorium pittieri, Inga punctata, Miconia borealis, Ocotea nicaraguensis, Ocotea sp (ira café), Ocotea sp (qizarrá verde), Pourouma aspera, Pseudolmedia malacocarpa, Simarouba amara, Virola koschnyi y Virola sebifera.

Cordia allidora se considera en este grupo, sin embargo, es necesario aclarar que la floración se da cuando la caída de follaje en el período es de un 25 a un 50% (Cuadro 19).

4.5.3.4.2 Floración no simultánea a la caída de follaje.

Cuatro especies (10,5%) presentaron la floración en momentos en que no había caída de follaje: Cethra mexicana, Hasseltia floribunda, Hirtella trianda y Rollinia microsepala.

Rollinia microsepala se ha agrupado aquí ya que cuando la floración se inicia el 14

de abril, el valor de la caída de follaje es de menos de un 25% y continúa disminuyendo en los días inmediatos hasta alcanzar valores muy bajos (Cuadro 19).

4.5.3.4.3 Floración simultánea y no simultánea a la caída de follaje.

Siete especies (18,4%) se comportaron de esta manera: Cecropia obtusifolia, Goethalsia meiantha, Guarea microcarpa, Jacaranda copaia, Lacistema aggregatum, Miconia elata y Unonopsis aff. panamensis.

En Goethalsia meiantha, la floración se da en forma perfectamente definida como se comentó en el apartado 4.3.2 (Cuadro 19).

4.5.4 Fructificación (Cuadro 18).

Veintinueve especies fructificaron en el período de observación (76,3%), mientras que nueve no presentaron este fenómeno (23,7%) (Cuadro 11), las cuales se indican a continuación: Batocarpus costaricensis, Croton schiedeanus, Hirtella trianda, Inga punctata, Luehea seemannii, Ocotea dendrodaphne, Ocotea nicaraguensis, Phoebe acuminatissima, Sorocea sp

4.5.4.1 Un período al año.

Veintitres especies (60,5%) fructificaron una vez al año, ellas fueron: Brosimum terrabanum, Castilla elastica, Cecropia insignis, Celtis schippii, Clethra mexicana, Cordia allidora, Eupatorium pittieri, Goethalsia meiantha, Guarea microcarpa, Hasseltia floribunda, Inga densiflora, Jacaranda copaia, Lacistema aggregatum, Miconia borealis, Ocotea cooperi, Ocotea sp (ira

café), Ocotea sp (qizarrá verde), Pourouma aspera, Protium costaricense, Pseudolmedia malacocarpa, Rollinia microsepala, Simarouba amara, Tapirira brenesii (Cuadro 18).

4.5.4.2 Dos períodos al año.

Seis especies (15,7%) fructificaron dos veces al año. Estas fueron: Cecropia obtusifolia, Chrysophyllum sp, Miconia elata, Unonopsis aff.panamesis, Virola koschnyi y Virola sebifera (Cuadro 18).

4.5.4.3 Fructificación según brotadura.

4.5.4.3.1 Fructificación simultánea

a la brotadura.

Las veintiun especies (55,3%) fructificaron simultáneamente a la brotadura fueron: Brosium terrabanum, Castilla elastica, Cecropia insignis, Celtis schippii, Chrysophyllum sp, Clethra mexicana, Eupatorium pittieri, Hasseltia floribunda, Inga densiflora, Inga punctata, Jacaranda copaia, Lacistema aggregatum, Ocotea cooperi, Ocotea sp (ira café), Pourouma aspera, Protium costaricense, Pseudolmedia malacocarpa, Rollinia microsepala, Tapirira brenesii, Unonopsis aff.panamesis, Virola koschnyi y Virola sebifera (Cuadro 20)

4.5.4.3.2 Fructificación no simultánea a la brotadura.

Tres especies (7,9%) fructificaron en ausencia de la producción de hojas nuevas: Cordia allidora, Goethalsia melantha y Simarouba amara (Cuadro 20).

Cuadro 20 Fructificación según brotadura y caída de follaje en un bosque en Turrialba, Costa Rica.

	**	Número de especies	% *
Fructificación simultánea a brotadura		21	55,3
Fructificación no simultánea a la caída de follaje		3	7,9
Fructificación simultánea y no simultánea a la brotadura		5	13,2
Fructificación simultánea a la caída de follaje		14	36,8
Fructificación no simultánea a la caída de follaje		8	21,0
Fructificación simultánea y no simultánea a la caída de follaje		7	18,4

* Los porcentajes se calcularon sobre el total de las especies observadas (38).

** Tanto los tres primeros grupos, como los segundos suman las 29 especies (76,2%) que presentaron floración

4.5.4.3.3 Fructificación simultánea y no simultánea a la brotadura.

Cinco especies (13,2%) fructificaron con y sin brotadura: Cecropia obtusifolia, Guarea microcarpa, Miconia elata, Miconia borealis y Ocotea sp (quizarrá verde) (Cuadro 20).

4.5.4.4 Fructificación según caída de follaje.

4.5.4.4.1 Fructificación simultánea a la caída de follaje.

Las catorce especies (36,8%) que fructificaron simultáneamente a la caída de follaje fueron: Cecropia insignis, Celtis schippii, Chrysophyllum sp, Cordia allidora, Guarea microcarpa, Inga densiflora, Miconia borealis, Miconia elata, Ocotea cooperi, Ocotea sp (ira café), Ocotea sp (quizarrá verde), Pouroma aspera, Simarouba amara, Virola koschnyi (Cuadro 20).

4.5.4.4.2 Fructificación no simultánea a la caída de follaje.

Ocho especies (21%) fructificaron en época distinta a la que los árboles botan sus hojas estas fueron: Brosimum terrabanum, Clethra mexicana, Eupatorium Pittieri, Hasseltia floribunda, Jacaranda copaia, Lacistema aggregatum, Pseudolmedia malacocarpa, Tapirira brenesii (Cuadro 20).

4.5.4.4.3 Fructificación simultánea y no simultánea a la brotadura.

Siete especies (18,4%) presentan su fructificación tanto en el momento de la caída de follaje, como en ausencia de ésta, estas y fueron: Castilla elastica, Cecropia obtusifolia, Goethalsia meiantha,

Protium costaricense, Rollinia microsepala, Unonopsis aff. panamensis, Virola sebifera (Cuadro 20).

4.5.5 Ausencia de floración y fructificación.

De las treinta y ocho especies observadas, seis no presentaron ni floración ni fructificación en el período de observación, o sea un 15,8%. Estas fueron: Batocarpus costaricensis, Croton schiedeanus, Luehea seemannii, Ocotea dendrodaphne, Phoebe acuminatissima y Sorocea sp.

4.5.6 Ausencia de floración y presente la fructificación.

Seis especies (15,8%) no presentaron floración, pero si fructificación durante el período éstas fueron: Brosimu terrabanum, Celtis schippii, Inga densiflora, Ocotea cooperi, Protium costaricense y Tapirira brenesii (Cuadro 17).

4.5.7 Ausencia de fructuación y presencia de floración.

Se comportaron así el 7,9% de las especies, ellas fueron: Hirtella trianda, Inga punctata, Ocotea nicaraguensis (Cuadro 18).

4.6 Mantillo de la comunidad boscosa.

El análisis de material acumulado en las "trampas de mantillo", indica que cinco de las especies estudiadas no aparecieron representadas en el mantillo durante todo el período; el resto sí lo estuvo, tanto vegetativa como

Totales acumulados porcentuales de mantillo por cada 3 meses de observación de las diferentes especies en un bosque en Turrialb
Costa Rica.

Especies	05-08-77 al		28-10-77 al		20-01-78 al		14-04-78 al		Total
	V	R	V	R	V	R	V	R	
Batocarpus costaricensis Standl. & L.Wms.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brosimum terrabananum Pittier	-	-	-	-	33,3	-	-	-	0,82%
Castilla elástica Cerv.	1,7%	3,3%	-	-	1,7%	-	5,3	-	2,1%
Cecropia insignis Liebm.	-	-	6,7%	-	-	-	-	-	1,7%
Cecropia obtusifolia Bertoloni	5	5	5	1,7%	1,7%	3,3%	6,7%	-	4,1%
Celtis schippii Standl.	10	5	11,7%	1,7%	10	-	8,3%	3,3%	10
Chrysophyllum sp.	1,7%	-	-	-	-	-	-	-	.4%
Clethra mexicana A.DC.	8,3%	-	13,3%	-	10	3,3%	16,7%	1,7%	12,1%
Cordia alliodora (Ruiz & Pavón) Cham.	5	-	6,7%	-	8,3%	1,7%	8,3%	1,7%	7,1%
Croton schiedeianus Schlecht	16,7%	-	21,7%	-	11,8%	1,7%	15	-	16,3%
Eupatorium pittieri Klatt	71,7%	25	46,7%	20	55	30	75	60	62,1%
Goethalsia wiantha (Donn. Smith) Burret	1,7%	-	-	-	-	-	-	-	.4%
Guarea microcarpa C.DC	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hasseltia floribunda HBK.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hirtella triana Swartz	1,7%	3,3%	15	3,3%	18,3%	-	20	-	11,2%
Inga densiflora Benth.	3,3%	-	8,3%	-	3,3%	-	10	-	6,1%
Inga punctata Willd	1,7%	-	-	-	-	-	-	-	.4%
Jacaranda copaia (Aubl.) D.Don.	6,7%	-	10	5	10	6,7%	11,7%	8,3%	9,6%
Lacistema aggregatum (Berg) Rusby	8,3%	3,3%	6,7%	1,7%	8,3%	-	-	-	5,8%
Luehea seemanni Triana & Planch	6,7%	1,7%	11,7%	1,7%	13,3%	-	8,3%	-	9,7%
Miconia borealis Gleason	1,7%	-	-	-	-	-	-	-	.4%
Miconia elata (Swartz) DC.	3,3%	-	5	-	1,7%	-	6,7%	-	4,2%
Ocotea cooperi C.K. Allen	5	-	10	-	8,3%	-	13,3%	-	9,2%
Ocotea dendrodaphne Mez	-	-	-	-	-	-	-	-	.4%
Ocotea nicaraguensis Mez	-	1,7%	1,7%	-	-	-	3,3%	-	1,25%
Ocotea sp. (Quizarrá verde)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Phoebe acuminatissima Lundell	6,7%	5,3	-	-	5	1,7%	6,7%	3,3%	4,6%
Pourouma aspera Trécul.	3,3%	-	-	-	-	-	1,7%	-	1,25%
Protium costaricense (Rose) Engler	8,3%	1,7%	5	-	10	-	10	1,7%	8,3%
Pseudolmedia malacocarpa Standl. et L. Wms	5	-	6,7%	-	3,3%	-	1,7%	-	4,2%
Rollinia microsepala Standl.	26,7%	-	15	-	8,3%	-	3,3%	-	13,8%
Simarouba amara Aubl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sorocea sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	.4
Tapirira breneisii Standl.	1,7%	-	5	-	5	-	1,7%	-	3,3%
Unonopsis aff. panamensis R.E. Pries	5	5	15	-	8,3%	1,7%	13,3%	5	10,4%
Virola koschnyi Warb	20	5	18,3%	-	18,3%	1,7%	23,3%	8,3%	20
Virola sebifera Aubl	3,3%	-	1,7%	-	5	-	1,7%	-	4,2%
Brosimum alicastrum Sw	1,7%	1,7%	5	-	5	-	-	-	2,9%
Calophyllum brasiliense Camb. var. Rekoii Standl.	3,3%	-	3,3%	-	-	-	-	-	.4%
Casearia sylvestris Swartz	3,3%	-	3,3%	-	5	-	2,2%	-	.4%
Theobroma simiarum Donn-Smith,	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lauraceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melastomaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Piperaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Filicophyta (Helecho)	-	-	1,7	-	-	-	-	-	.4%
Bejuco	3,3%	11,7%	8,3	1,7%	21,7%	-	20	1,7%	6,2%

reproductivamente, en alguna época del año (Cuadro 21).

Se observó claramente, cómo la especie dominante, Goethalsia meiantha, está representada en un alto porcentaje en el mantillo durante todo el año, mientras que otras como Batocarpus costaricensis, Brosimum terrabanum y Phoebe acuminatissima no se encontraron durante todo el año. En las otras especies, se corroboraron claramente los valores fenológicos correspondientes a las observaciones de caída de materiales. Por ejemplo, Virola sebifera, que como se observa en la Figura 7, alcanza su mayor floración en la primera quincena de marzo y fructifica a fines de junio, y principios de julio fechas en que aparecen su material reproductivo en el mantillo (Cuadro 10A).

El análisis de R.L.M. indica que el peso seco de la parte reproductiva del mantillo está determinado en un 17,3% por la temperatura media, siendo está una variable significativa. Además, el 7,55% de la variación del peso seco de la parte vegetativa del mantillo, está relacionado en cierto grado con la radiación calórica, aún cuando esa variable es negativa y no significativa (Cuadros 22, 23 y Figura 23).

Cuadro 22

Peso fresco y seco de las partes vegetativas y reproductivas del mantillo en un bosque en Turrialba, Costa Rica

Días de recolección	Parte vegetativa		Parte reproductiva	
	Peso fresco	Peso seco	Peso fresco	Peso seco
5- 8-77	1093,2	276	39,2	13,2
19- 8-77	1089,6	543,2	27,6	15,2
2- 9-77	1549,2	468,4	32,8	8,4
16- 9-77	1440	318	134	61,6
30- 9-77	920	198	159,6	40
14-10-77	912,8	277,2	30	5,2
28-10-77	960,8	322	155,6	60
11-11-77	672,8	414,8	47,2	17,6
25-11-77	938,4	331,2	-	-
9-12-77	1186,4	1140,4	20,4	11,2
23-12-77	1051,2	484,8	14,8	8
6- 1-78	602,8	293,8	46,8	21,2
20- 1-78	697,6	328,4	82,8	29,2
3- 2-78	3626	1033,2	92	36,8
17- 2-78	876	561,6	11,6	6
3- 3-78	632	530,4	73,6	38,8
17- 3-78	1396	591,6	118,4	34,4
31- 3-78	1400	420,4	175,2	22,4
14- 4-78	985,2	400,8	216,4	61,6
28- 4-78	962,8	664,4	258,8	140,4
12- 5-78	1172,4	598,8	260	72,4
26- 5-78	2677,2	874,8	357,2	82,4
9- 6-78	1923,2	445,6	455,2	116,4
23- 6-78	1822,4	580,8	417,6	118
7- 7-78	3868	1192	267,6	90
Total	33456,0	13290,6	3494,42	1110,4

Cuadro 23 Análisis de correlación lineal múltiple de los parámetros climáticos y el peso seco del mantillo colectado, tanto vegetativo como reproductivos en un bosque de Turrialba, Costa Rica.

Variables dependientes	Peso seco parte vegetativa	Peso seco parte reproductiva
r^2 , %	7,54	17,3
CV.PC	49,34	84,35
Constante	1.1939 E + 02	- 3.7611 E + 02
Variables significativas	P = 0.05	P = 0,05
Variables coeficiente	Radiación calórica 1.0875 E-01 -1.339	Temperatura media 1.9470 E + 01 2.145*

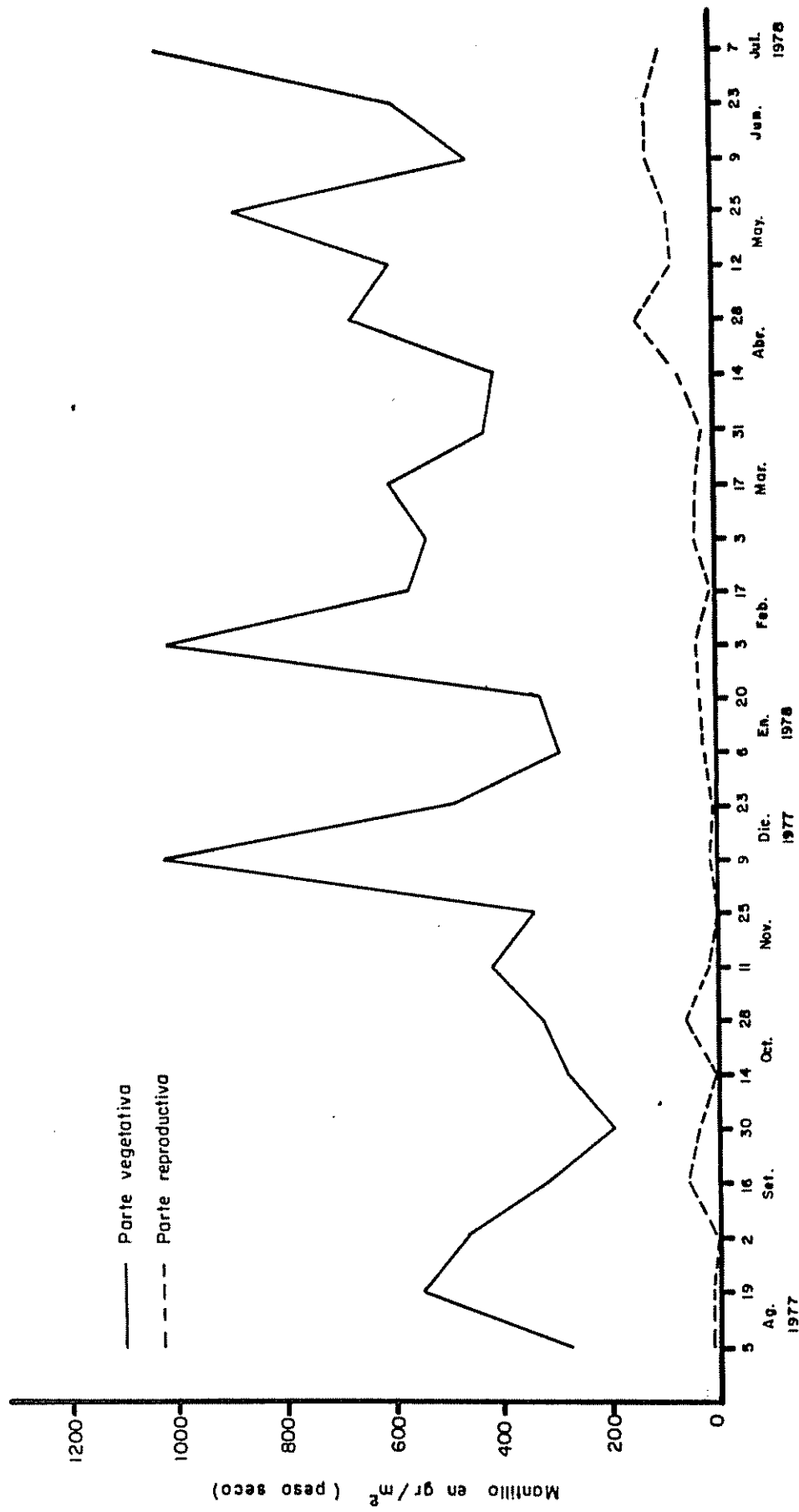


Fig.23 Producción de mantillo durante un año en un bosque muy humedo de premontano en Turrialba, Costa Rica

5. DISCUSION.

5.1 Comportamiento fenológico de la comunidad.

Los comportamientos fenológicos son los fenómenos apreciables y sujetos a medición que presentan las especies de una comunidad referidos al tiempo y al espacio en que esa comunidad es o forma parte de un ecosistema mayor.

En algunos casos esos fenómenos son periódicos, y cíclicos. En un caso hipotético podríamos representar la brotadura, caída de follaje, floración y fructificación de la manera en que se observa en la Figura 24.

En la misma figura se representan los procesos mencionados en el orden lógico, como se supone en que esos procesos fenológicos se presentan en una planta.

Sin embargo, aún cuando esa secuencia de causas y efectos se presenta en un individuo de una especie dada, no necesariamente concuerda con un 100% con el resto de los individuos o población de esa especie (54) porque las manifestaciones fenéticas* además de comportarse en función del macroclima pueden presentar pequeñas variaciones directamente relacionadas con microclima, microambiente (48) y razas fisiológicas.

*Aquí se usa en el sentido más amplio posible e incluye las respuestas fisiológicas, genéticamente "troqueladas" en su interacción con el medio. Es afín pero no sinónimo absoluto del término fenotípico.

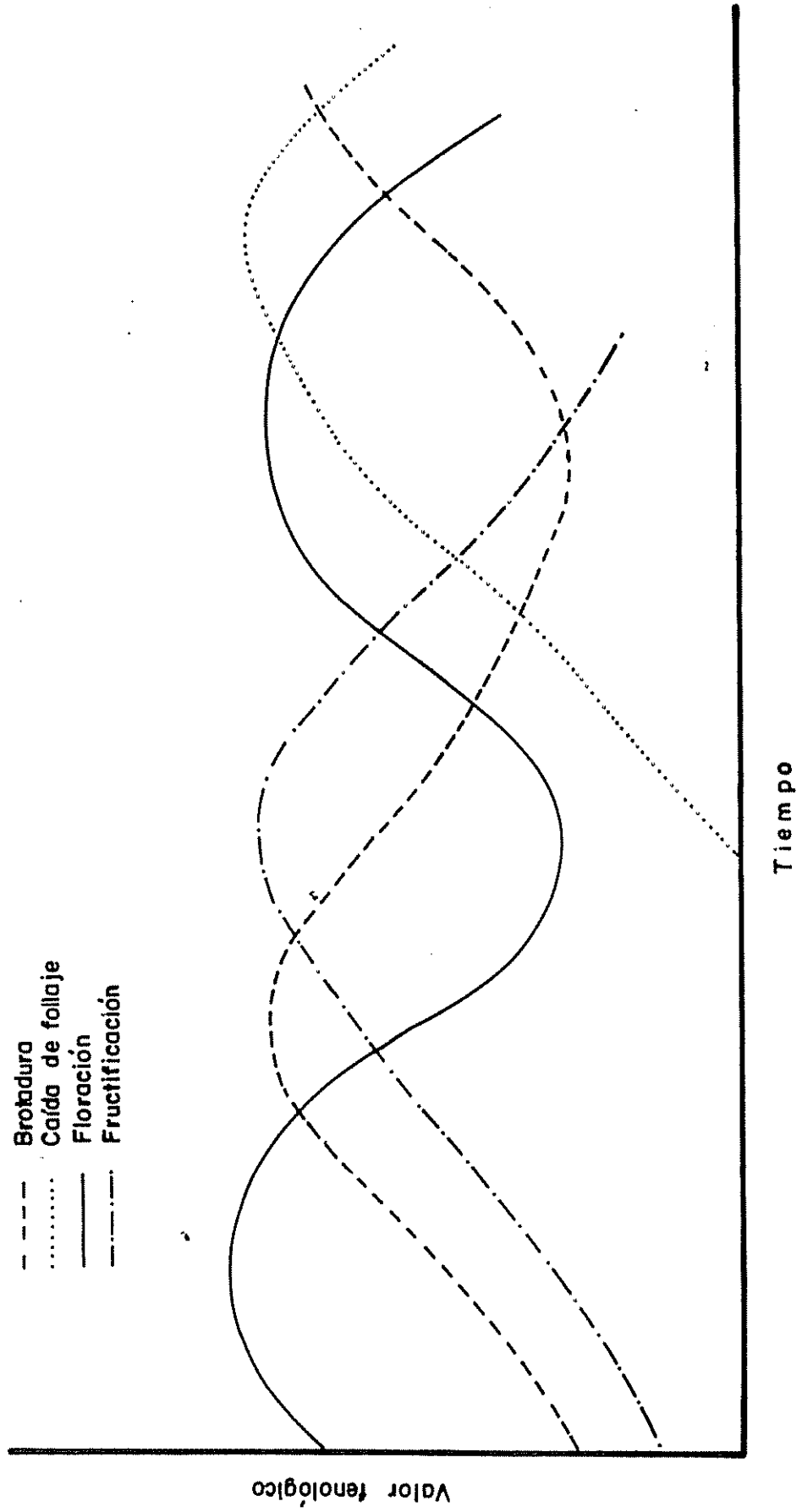


Fig. 24 Representación esquemática de cuatro procesos fenológicos en una planta hipotética

Las distintas especies de un mismo género, creciendo en la misma área pueden también mostrar comportamientos muy distintos, por ejemplo a lo observado por Snow (99) en especies de Miconia en Arima, Trinidad.

De ahí que, en este tipo de estudio, pero particularmente en la discusión, debe tamizarse muy cuidadosamente cualquier generalización, no sólo por las razones apuntadas arriba sino tomando en cuenta, además, la relativa corta duración, del período de observación y la relativa anormalidad climática de ese período de observación.

En las zonas con climas marcadamente estacionales, sean por alta latitud u otras razones, las secuencias fenológicas pueden ser muy evidentes. Por el contrario en aquellas regiones con ambiente muy homogéneos en su clima y otras condiciones físicas, (por ejemplo, los bosques húmedos del trópico). Resultan más difíciles de observar estos comportamientos fenológicos como un todo. Con base en lo anterior, y a la Figura 58, en este último caso la amplitud y frecuencia de las curvas tienden a equipararse y sobreponerse. Por eso se consideró necesario representar el comportamiento de la comunidad estudiada estableciendo para ello los patrones que tipifican el comportamiento fenológico de cuatro especies representativas.

Se ha indicado, que estos fenómenos que afectan la fisonomía del bosque corresponden a los efectos de los parámetros ambientales sobre las particulares respuestas fisiológicas de los organismos que conforman esta continuidad; por ello, se discuten los factores climáticos medios.

Los valores fenológicos de brotación, caída de follaje, floración o fructificación de la comunidad en estudio se presentan en forma global en la Figuras 5 y 6. Finalmente, también debe tenerse en cuenta que, en las correlaciones intervienen el azar estadístico, por lo cual no deben tomarse como verdad absolutas. Que las correlaciones constituyen una herramienta más dentro de los factores de interpretación de los fenómenos naturales, los cuales deben ser analizados en conjunto.

5.2 Brotadura.

La brotación presenta un pico a principios de agosto y otro, que es el valor más alto en marzo, fenómeno que, con base en el análisis de R.L.M. es afectado positivamente por la precipitación y la evaporación. Evidentemente puede observarse una alta precipitación los primeros días de agosto (Figura 7), y si se analiza el Cuadro 3A, las precipitaciones de julio fueron aún mayores el aumento de brotación de marzo responde a las precipitaciones relativamente altas de la última quincena de enero y febrero. Lo anterior podría indicar que el fenómeno fenológico responde algún tiempo después de que se ha dado la mayor precipitación, posiblemente porque el suelo no sólo mantiene la suficiente humedad requerida por la comunidad para producir la brotación, sino también niveles adecuados de nutrimentos (109).

La R.L.M. indicó también que la evaporación afecta positivamente la brotación, así, en la primera quincena de marzo se presentó una evaporación mayor que la precipitación, siendo esta última la más baja del año, y que coincidió con la brotación más alta (Cuadro 4 y Figuras 5, 8 y 9).

Fue en octubre y noviembre que la brotadura presentó sus valores más bajos y coincidió con el período en que el brillo solar se mantuvo por debajo del promedio.

Alvim (3) indica que en Costa Rica hay ausencia de brotadura en los días más cortos de noviembre a enero, lo que coincide con los valores de brotadura de la comunidad y, lógicamente, con la caída de follaje, mecanismo posterior a la brotadura.

Sin embargo, las plantas del bosque tropical lluvioso pueden funcionar con bajos niveles de luz, por lo tanto se desempeñan bien aún con el mínimo de brillo solar (107).

En las Figuras 2 y 5 se observa que las temperaturas más altas dentro de la temperatura máxima ocurrieron en épocas en que la brotadura no mostraba sus máximos valores fenológicos, lo que coincide con el análisis de R.L.M., el cual indica que la temperatura máxima afecta negativamente la brotadura. Esto podría explicar por que en bosques tropicales secos como los observados por Frankie et al. (43), Fournier (35) y Daubenmire (29), la brotadura se presenta a fines de la estación seca, pero obtiene sus máximos hasta entrada la estación lluviosa o húmeda (109).

Frankie et al. (43) observaron que, en "La Selva", un 28% y un 40% del dosel superior e inferior, respectivamente, presentaban brotadura constante.

En el presente estudio el 39, 5% de las especies tanto del dosel superior como el inmediato inferior presentaron brotadura todo el año, situación que coincide con las observaciones realizadas en "La Selva".

5.3 Caída de follaje.

La mayor caída de follaje se da en octubre de 1977 y ese valor continúa disminuyendo hasta alcanzar sus puntos más bajos en julio de 1978. Situación que es corroborada por la cantidad de mantillo vegetativo recogido (Figura 19), en que grandes cantidades se obtuvieron en noviembre-diciembre.

La R.L.M. indicó que la precipitación y la evaporación afectan negativamente la caída de follaje, aunque la precipitación en menor grado que la evaporación, lo que concuerda con lo representado en la Figuras 5, 7, 8 y 9, en que la precipitación en setiembre baja con respecto a agosto pero en octubre (especialmente alrededor del 28) y noviembre aumenta, aunque no llega a valores tan altos como los promedios de 35 años para Turrialba.

La evaporación es muy estable durante el año. Sin embargo, para la segunda quincena de octubre en que se da la mayor caída de follaje, esta es ligeramente menor, lo que estaría acorde con los resultados de la R.L.M.. Sin embargo deben tomarse en cuenta los valores de quincenas anteriores que sin lugar a duda, en alguna medida afectan el comportamiento de la comunidad.

La R.L.M. indicó que la radiación calórica que afecta en gran medida y positivamente la caída de follaje, con base a lo que se observa en la Figuras 5 y 11 se encuentran ciertos grados de coincidencia, ya que el promedio de valores de radiación es ligeramente más alto de setiembre a febrero, ello es explicado lógicamente por cuanto a mayores los valores de radiación calórica, mayor será la reacción de defensa del individuo o de la comunidad, regulando la exposición a los altos valores de energía, por lo que bota sus hojas.

Los resultados de este estudio concuerdan con los de Ortiz (83) en bosque pluvial de premontano en Cataratitas de San Ramón, no así con los obtenidos por Frankie et al.(43), en la "Selva" donde la mayor caída de follaje ocurrió en la época más seca. Así como los de Daubenmire (29) y Fournier y Salas (34). Ortiz (85) indica que, posiblemente, el comportamiento en esas zonas fue distinto debido a que se encontraba a una altitud mayor de 1.000 msnm. Sin embargo, siendo setiembre un mes de menor precipitación, podría afectar el comportamiento de la comunidad en octubre.

La mayor caída de follaje se da en el momento en que la brotación es menor, situación que está acorde con el comportamiento fenológico ideal cíclico de la naturaleza (Figura 58). La R.L.M. indicó que la precipitación y la evaporación afectan positivamente a la brotación y negativamente la caída de follaje.

5.4 Floración.

La Floración tiene dos valores fenológicos máximos, a fines de setiembre y a principios de marzo. La R.L.M. indicó a la evaporación como un factor que influencia positivamente la floración, así mismo la temperatura media y la diferencia entre la máxima y la mínima la influencia negativamente.

Del análisis de las Figuras 5 y 11 se desprende que la floración aumenta con la radiación (la cual, a su vez, aumenta la evaporación si hay suficiente humedad), posiblemente porque los polinizadores son más abundantes y más activos durante más horas del día cuando los niveles de radiación están encima del promedio. La influencia de la radiación puede observarse en condiciones climáticas extremas como el Cerro de la Muerte, en donde hay mayor número de polinizadores activos alrededor del medio día (valores de radiación y temperatura más altos) que en horas tempranas y tardías del día en que esos valores disminuyen.*

La situación opuesta se presenta en el bosque tropical seco, en donde los polinizadores están más activos, temprano en la mañana y por la tarde, disminuyendo su actividad hacia el medio día.**

De ello se deduce, que en el bosque tropical lluvioso, para las plantas diurnas, se presentan condiciones favorables a la actividad de polinizadores más homogéneamente distribuidos durante el día.

* L.D. Gómez, comunicación personal, 1982.

** L.D. Gómez, G.Frankie, comunicación personal, 1982.

De ahí que, los fenómenos fenológicos del bosque tropical lluvioso tiendan a distribuirse uniforme y gradualmente durante el año y los bosques tengan así, características fenológicas permanentes, por ejemplo, el ser perennifolios.

Con base en lo anterior, ya que en términos de humedad relativa los valores mínimos son los que parecen ser significativos (los valores fenológicos se aglutinan alrededor de esos valores), se sugiere la siguiente hipótesis: que un aumento en la radiación acarrea generalmente una disminución de la humedad relativa, lo que determinaría mayores valores de floración, debido a que las condiciones climáticas son más favorables, particularmente para la polinización.

Según se indica en el Cuadro 4, la floración es influenciada negativamente cuanto mayor sea la diferencia entre la temperatura máxima y la mínima. En la Figura 14 se observa que la primera fluctuación importante de diferencia de temperatura máxima y mínima coincide con un decrecimiento del valor de floración, correlación que se vuelve a observar entre febrero y marzo de 1978.

La R.L.M. no indica correlación significativa de la floración con la precipitación, pero con base en análisis de las figuras 5 y 7 se observa que los dos picos de floración del año, coincide con las épocas en que la precipitación disminuye en Turrialba, inclusive el pico de floración de marzo, coincide con la menor precipitación en todo el período de observación (6,1 mm) y con una gran evaporación en proporción a ésta precipitación (58,38 mm mínima). Lo anterior coincide con los datos de Frankie, et al. (43) Fournier (34) y Daubenmire (29),

especialmente el primero, que indica que la mayoría de la floración en el bosque húmedo ocurre durante períodos secos y que valores menores de floración se obtienen en la época lluviosa. Además, la floración ocurrió en mayor cantidad en las dos primeras estaciones del año, secas y lluviosas.

Un aspecto que no parece haber recibido mayor atención en la mayoría de los trabajos fenológicos es el de la sexualidad de las especies en observación.

Las densidades y frecuencias relativas de individuos de una misma especie pueden tener alta significancia en los valores fenológicos de floración y particularmente, de fructificación según la sexualidad de la especie, en la medida que densidades y frecuencias influyen directa o indirectamente en la cantidad de polen disponible, la distribución de los polinizadores en tiempo y espacio, etc.

En el Cuadro 24 se agrupan las familias observadas según la sexualidad y del que se desprende que, en la muestra la mayoría son monoicas sin prejuicio de que a nivel genérico y aún específico se presenten anomalías como de hecho ocurren, por ejemplo, en las Euphorbiaceae y las Melastomaceae.

5.5 Fructificación.

Los dos picos de fructificación (diciembre-enero, abril-mayo) de la comunidad responden claramente a las dos de floración que les anteceden.

La R.L.M. indica que la temperatura mínima afecta negativamente la fructificación. Este factor parece ser

Cuadro 24. Sexualidad de las familias a que pertenecen las especies observadas en un bosque en Turrialba, Costa Rica

FAMILIA	DIOICA	MONOICA
Anacardiaceae	X	X
Annonaceae	X	X
Bignoniaceae		X
Boraginaceae		X
Clethraceae		X
Compositae		X
Euphorbiaceae	X	X
Flacourtiaceae		X
Lacistemaceae		X
Lauraceae	X	
Melastomaceae	X	X
Meliaceae	X	X
Mimosaceae	X	X
Moraceae	X	
Myristicaceae	X	
Proteaceae	X	X
Rosaceae		X
Sapotaceae		X
Simarobaceae	X	X
Tiliaceae	X	X
Ulmaceae	X	

crítico para la determinación de la fructificación en esta comunidad y para la determinación de la floración y la fructificación, ya que es un fenómeno bastante generalizado en otros grupos de plantas como por ejemplo en los robles (Quercus sp) y en los helechos, en los cuales la producción de esporas parece estar determinada por las fluctuaciones en la temperatura*.

Del análisis de las Figuras 5, 10 y 11, se observa que la fructificación coincide con valores bajos de radiación calórica y brillo solar, lo que corresponde, al menos en la primera fructificación del período (diciembre-enero) a una menor temperatura mínima.

En esta comunidad, seis especies, o sea un 15,8%, no mostraron floración y sí presentaron fructificación, así como tres (7,9%) no presentaron fructificación pero sí floración.

Esto coincide con lo que menciona Janzen (62) respecto de que las diferentes especies de árboles poseen bastos y diversos períodos entre la floración y la fructificación. Por ejemplo él indica que en los bosques caducifolio de Costa Rica, muchos árboles tardan en presentar la maduración del fruto de seis meses a 1 año desde la floración, resultando en ocasiones que las flores de un año están en el árbol con frutos del año anterior por ejemplo en Enterolobium cyclocarpum y Pithecelobium saman (62,63,64,65), probablemente está directamente.

* L.G. Gómez, comunicación personal, 1982.

relacionado con la presencia de uno o ambos sexos en las plantas (monoicas y dioicas) de la comunidad (Cuadro 24).

Las grandes diferencias intraespecíficas en el tiempo de maduración del fruto significan también que, con base en las épocas de floración, no se pueda determinar el mes en que se va a desarrollar el fruto, aunque se conozca el tiempo en que el fruto se desarrolla para una especie determinada. Fournier* ha observado que en Coffea arabica, frutos cuyas flores se abrieron en un mismo día se maduran hasta con un mes de diferencia.

Para corroborar si este fenómeno es comparable al descrito por McClure (75), se haría necesario llevar a cabo estudios mas detallados autoecologicos interdisciplinarios de las plantas.

En la comunidad en estudio, seis especies fructifican dos veces al año, mientras que nueve no lo hacen en el transcurso del año. Janzen(62), a manera de hipótesis, sugiere que la depredación de frutos y semillas (así como la dispersión) han sido las causantes de estas desviaciones de la fructificación simple anual de cada individuo adulto en la población. Sin embargo, no todo debe explicarse por relaciones entre plantas y animales. También debe tomarse en cuenta la fisiología de la planta.

* Fournier. L. comunicación personal, 1981.

5.6 Periodicidad.

Los datos fenológicos tienen importancia en la medida en que reflejan la organización biológica de diversas comunidades del ecosistema, por ejemplo floración - polinización - polinizadores. Tienen además una importancia pragmática para definir los patrones y sub-patrones de periodicidad de las plantas por sí y en función de los recursos que producen para utilidad de otros organismos. En los análisis de ecosistemas y comunidades se pueden establecer patrones generales de periodicidad que son a su vez susceptibles desglosarse en sub-patrones, más o menos relacionados con la importancia relativa de las especies dentro de esa comunidad. El establecimiento de estos patrones o sub-patrones de los comportamientos periódicos permiten visualizar no sólo como se estructura u organiza un ambiente en particular, sino también como se distribuyen en él los recursos.

Los fenómenos fenológicos han sido agrupados de diversas maneras, por ejemplo, como lo hacen Koriba y Alvim (3, 67) en plantas de floración continua, de floración no estacional, de floración gregaria o simultánea y de floración estacional. Pero en este trabajo no se siguen los modelos de estos autores, sino que se estructuró una categorización más o menos ecléctica que intentan reflejar, en forma más adecuada, lo observado en Turrialba. Se recurre para ello a una normalización de los fenómenos según se presenten durante un año, con una terminología según el caso:

a.- Aquel fenómeno que se presenta durante todo el año, por ejemplo: brotadura, se denomina perenne.

b.- Aquel que se presenta una vez al año se considera anual.

c.- Aquel que se presenta dos veces al año se determina dianual y pueden ser regulares o irregulares según la duración de esos períodos.

d.- Polianual se usa para el fenómeno que ocurre más de dos veces durante un año.

Las treinta y ocho especies observadas pueden agruparse en las categorías mencionadas tomando en cuenta que cada uno de los fenómenos parta de 0, alcance su valor máximo de 4 y regrese a 0 en los dendrofenogramas (Cuadro 25).

De los datos agrupados en el Cuadro 25 se desprende que, en el bosque tropical lluvioso existe una tendencia a que los fenómenos fenológicos vegetativos pasen de anuales a perennes a través de comportamientos dianuales y polianuales. Por ejemplo en brotación, trece especies (34,2%) son anuales, quince (39,5%) perennes y diez transicionales. Consecuentemente los valores de caída de follaje reflejan esa tendencia, catorce especies anuales (36,8%) a dieciocho perennes (47,6%).

En aspectos reproductivos como la floración, y reproducción y dispersión cómo es la fructificación, ocurre lo contrario, la tendencia es a producir las flores y fructificar en períodos más o menos definidos anuales para aprovechar mejor los recursos, por ejemplo reduciendo la competencia por polinizadores (un efecto autoecológico en la población vegetal), a la vez que otros organismos pueden disponer de frutos y semillas todo el tiempo (un efecto sinecológico del ecosistema total).

Cuadro 25. Sinopsis de la periodicidad fenológica en un bosque en Turrialba, Costa Rica

PERIODICIDAD	FENOMENO FENOLOGICO				EJEMPLO
	BROTADURA	CAIDA DEL FOLLAJE	FLORACION	FRUCTIFICACION	
Anual (1 período por año)	13 (34.2 %)	14 (36.8%)	21 (55.3%)	23 (60.5%)	<u>Goethalsia meiantha</u>
Bianual (2 períodos por año)					
Regulares (2 Períodos largos o 2 cortos por año)	2 (5.2 %)	1 (2.6%)	3 (7.99%)	4 (10.5%)	<u>Miconia elata</u>
Irregulares (1 período largo y 1 corto por año)	7 (18.4 %)	5 (13.2%)	2 (5.2%)	2.(5.2%)	
Polianual (3 o más períodos por año)	1 (2.6%)	0	0	0	<u>Simarouba amara</u>
Perenne	15 (39.59%)	18 (47.6%)	0	0	<u>Cecropia insignis</u>
Total de especies observadas	38 (100 %)	38 (100 %)	26 (68.4%)	29 (73.3%)	

* Los términos anuales, perennes, etc. se refieren exclusivamente a los comportamientos fenológicos

La periodicidad de los comportamientos fenológicos de toda la muestra, puede apreciarse, con detalles en el capítulo de resultados. Aquí se discuten brevemente cuatro especies que tipifican esa periodicidad.

5.6.1 Goethalsia meiantha.

Esta especie dominante de la comunidad en estudio, fue la única que presentó un comportamiento similar al de especies de zonas templadas, como se observa en la Figura 20.

El efecto positivo de la precipitación (Cuadro 17) sobre la brotación se corrobora claramente en las Figuras 7 y 20.

Del análisis de las Figuras 12 y 20 se desprende que, la temperatura máxima, media y mínima suben en los meses en que la brotación presentó sus máximos valores.

La caída de follaje que es afectada negativamente por la humedad relativa media (Cuadro 17), se mantiene por un período largo del año con un valor fenológico de 1, en el mes de marzo, este valor empieza a subir hasta el 26 de mayo en que su valor es 4, momento en que se inicia la brotación.

La época en que se dan los fenómenos fenológicos de brotación y caída de follaje en Turrialba, no coinciden plenamente con los valores obtenidos por Frankie et al. (43) en "La Selva", ya que en Turrialba la brotación se da de mayo a setiembre, mientras que en "La Selva" de abril a mayo y la caída de follaje en Turrialba se da casi todo el año y en "La Selva" solo de febrero a abril.

El análisis de R.L.M. (Cuadro 17) indicó, que la floración de esta especie es influenciada por los siguientes parámetros climáticos:

-La radiación calórica y la temperatura positivamente, situación que se corrobora con el análisis de las Figuras 11, 12 y 20.

-La precipitación, el brillo solar y la temperatura media en forma negativa, lo que se confirma en las Figuras 7, 10, 12 y 20.

La fructificación es afectada, con base en análisis de correlación (Cuadro 17) por los siguientes parámetros climáticos:

-El brillo solar en forma positiva y altamente significativa, lo que se corrobora en las Figuras 10 y 20.

-La radiación calórica, la temperatura mínima y la diferencia entre la temperatura mínima y la diferencia entre temperatura máxima y mínima lo hacen negativamente. En las Figuras 11, 12 y 20 se confirman los resultados respecto a la radiación calórica y la temperatura mínima, no así en las figuras 14 y 20.

La floración en Turrialba se inicia un mes después que en "La Selva" y la fructificación en ambas zonas coincide, como se observa en las Figuras 5, 6 y en el estudio de Frankie, et al.(43).

5.6.2 Miconia elata.

Esta frecuente especie presenta dos abundantes períodos de floración y fructificación (dianual), siendo el segundo más abundante que el primero. Se observa también como los valores fenológicos de brotación y caída de follaje son proporcionalmente menores que los de floración o fructificación (Cuadro 22 y Figura 23).

El efecto negativo de la temperatura mínima (Cuadro 17) se confirma parcialmente del análisis de las Figuras 12 y 23, ya que, la brotación presenta sus valores mínimos.

El análisis de R.L.M. (Cuadro 23), indicó que la caída de follaje es influenciada por los siguientes parámetros climáticos:

-La radiación calórica, la temperatura máxima y la humedad relativa mínima, positivamente, lo que se hace difícil de corroborar con base al análisis de las Figuras 11, 12, 13, y 23.

-La evaporación en forma negativa, situación que se confirma claramente del análisis de las Figuras 8 y 23.

La floración de Miconia es influenciada positivamente por la evaporación y la humedad relativa media, lo que, con base en el análisis de las Figuras 8, 13 y 23 se corrobora para la evaporación, pero difícilmente para la humedad relativa media. La humedad relativa mínima y la temperatura máxima resultaron significativas negativamente (Cuadro 23), situación que con base en el análisis de las Figuras 12, 13 y 23 se corrobora para la humedad relativa mínima y parcialmente para la temperatura máxima.

La fructificación es afectada, con base en el análisis de correlación (Cuadro 23), por los siguientes parámetros climáticos:

-La temperatura máxima y la humedad relativa mínima positivamente, lo que, es difícil de corroborar en el análisis de las Figuras 12, 13 y 23.

-La evaporación y la humedad relativa media negativamente, lo que también es difícil de apreciar en el análisis de las Figuras 8, 13 y 23.

5.6.3 Simarouba amara.

En la muestra estudiada constituye la única especie con un comportamiento polianual. La brotación en Turrialba se produce y alcanza sus valores máximos de noviembre a marzo y de mayo a setiembre, es decir, inmediatamente después de los meses de menor precipitación. La caída de follaje de Simarouba amara en el premontano húmedo de Turrialba es más o menos continua durante el año, aunque se presentan valores superiores al promedio durante los meses de menor precipitación. Este comportamiento contrasta con el que comunican para la misma especie Frankie et al. (43). En La Selva y Turrialba, la floración y fructificación coinciden.

Es necesario tomar en cuenta que, en el bosque estudiado esta especie es frecuente.

5.6.4 Cecropia insignis.

La brotadura y caída de follaje se presentaron durante todo el año, situación por la cual ha sido considerada esta especie perenne.

El análisis de R.L.M. (Cuadro 19) indicó que la brotadura es influenciada por los siguientes parámetros climáticos:

-La radiación, la evaporación y la humedad relativa media en forma positiva, lo que se confirma en las Figuras 11 y 21 para la radiación calórica, pero se hace difícil para los otros dos parámetros con base en las Figuras 8, 13 y 21.

-El brillo solar y la temperatura máxima negativamente, situación que es corroborada en base al análisis de las Figuras 10 y 21, para el brillo solar, y difícilmente para la temperatura máxima, con base en las Figuras 12 y 21.

La caída de follaje es afectada, con base en análisis de correlación (Cuadro 19), por los siguientes parámetros climáticos:

-La radiación calórica y la humedad relativa media positivamente, situación que es difícil de precisar a través del análisis de las Figuras 11, 13 y 21.

La temperatura máxima que es bastante uniforme durante el año influencia negativamente la caída de follaje (Cuadro 19).

El efecto positivo del brillo solar y la evaporación en la floración (Cuadro 19), se confirma con base en análisis de las Figuras 8, 10 y 21. La radiación calórica influencia en forma negativa la floración lo que se corrobora en las Figuras 11 y 21.

El análisis de R.L.M. (Cuadro 19) indicó que la fructificación es afectada por los siguientes parámetros climáticos:

-El brillo solar, la evaporación y la humedad relativa positivamente, lo que se confirma con base en análisis de las Figuras 8, 10, 13 y 21, para los dos primeros y no para la humedad relativa.

-La radiación calórica negativamente situación que se corrobora del análisis de las Figuras 11 y 21.

5.7 El caso de Luehea seemannii.

Especie perteneciente al dosel superior que no presentó ni floración ni fructificación durante el período de observación, situación un tanto distinta al comportamiento de esta especie en "La Selva", en que floreció en julio y fructificó en enero - febrero (43).

El análisis de R.L.M. (Cuadro 21) indicó que la brotación es influenciada por los siguientes parámetros climáticos:

-La radiación calórica y la precipitación en forma positiva, situación que se confirma con base en el análisis de las Figuras 7, 11 y 22.

-El brillo solar, negativamente, lo que es difícil de corroborar en el análisis de las Figuras 10 y 22.

Los valores de brotación coinciden parcialmente con lo obtenido por Frankie et al. (43) en "La Selva", en donde se informa únicamente junio como el mes en que la especie presentó brotación.

La caída de follaje es afectada, con base en el análisis de correlación (Cuadro 21), por los siguientes parámetros climáticos:

-Positivamente por la temperatura máxima y la humedad relativa mínima, lo que se confirma a través del análisis de las Figuras 12, 13 y 22.

-Negativamente por la radiación calórica y la humedad relativa media, situación que se corrobora al analizar las Figuras 11, 13 y 22.

Los valores de caída de follaje contrastan con los obtenidos por Frankie et al. (43) tanto en "La Selva" en donde no se observó una caída de hojas significativa, como en el Pacífico Seco en que lógicamente éstas cayeron de enero a mayo.

5.8 Mantillo

En la Figura 15 y Cuadro 10A en los que se analiza el mantillo tanto reproductivo como vegetativo por especies, se observa que los valores allí obtenidos son acordes con los valores de los dendrofenogramas de cada especie. Los datos obtenidos de las 10 trampas distribuidas al azar representan un 0,0072% del área observada.

Además de lo expuesto en la sección correspondiente del capítulo de resultados, y en el párrafo anterior, se desprende que los datos obtenidos no permiten una generalización sobre el comportamiento del mantillo. Sin embargo se observó que el aumento de mantillo es directamente proporcional a los valores fenológicos de brotación, caída de follaje, floración y fructificación observados.

Fournier y Camacho (36) describen la producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano con predominancia de especies caducifolias, razón por la cual, no son comparables al bosque en estudio.

Finalmente considero conveniente indicar que los estudios fenológicos deben llevarse a cabo por períodos más largos de tiempo, lo que permite obtener mayores conclusiones del comportamiento fenológico tanto de las especies, como de la comunidad. Además deben completarse también observaciones sobre la biología de la reproducción. Con enfoques multidisciplinares, particularmente de las formas dependientes. Para futuras investigaciones es recomendable mayor área de recolección de mantillo.

6. CONCLUSIONES

1.- El método cuantitativo para la medición de características fenológicas de los árboles empleados en este estudio es adecuado, pues brinda amplia información desde el inicio hasta el fin de cada fenómeno fenético.

2.- El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones proporcionan los datos necesarios, no sólo para el análisis de la especie en sí, sino también para el análisis de la comunidad en estudio. Menos de siete individuos no da la información necesaria sobre la variación o uniformidad del comportamiento de la especie, como se comprobó con las especies en que se observaron sólo tres individuos. Con observaciones quincenales difícilmente deja de observarse un fenómeno, de hacerse mensual como en otros estudios, si se corre el riesgo de no observarse algunos de ellos.

3.- El dendrofenograma con siete individuos muestra una buena distribución de los fenómenos fenológicos en el tiempo.

4.- Ya que en las correlaciones intervienen el azar estadístico, no deben éstas tomarse como verdades absolutas deben analizarse con mucha cautela. Además, en el presente estudio las variables no fueron ortogonalizadas ni se tomaron en cuenta valores climáticos acumulados de uno, tres y hasta seis meses por lo que, aunque importantes, las correlaciones deben ser tomadas con las reservas del caso.

5.- El área de recolección del mantillo aunque reducida, permitió corroborar el comportamiento fenológico de la comunidad.

6.- En un bosque secundario premontano muy húmedo en Turrialba, Costa Rica es de esperar:

a) Que en los meses de marzo y de agosto se presenten los valores fenológicos mayores de brotación, superiores al 84%. La brotación está asociada, con base al análisis de Regresión Lineal Múltiple en un 61% a la precipitación, la evaporación, el brillo solar y la temperatura máxima, las dos primeras positivas y las dos últimas negativas.

b) Que afines de octubre y a principios de noviembre se presenten los mayores valores de caída de follaje en la comunidad, ya que el 100% de las especies observadas presentaron este fenómeno. La caída de follaje con base al análisis de Regresión Lineal Múltiple, está asociada en un 75% a la precipitación, evaporación y radiación calórica, presentado las dos primeras tendencias negativas y la tercera positiva.

c) Que en los meses de marzo y setiembre se presenten los mayores valores de floración (26% y 15% de las especies respectivamente). La floración está asociada con base en el análisis de Regresión Lineal Múltiple en un 42% a la evaporación, temperatura media y la diferencia entre temperatura máxima y mínima, la primera positiva y las dos últimas negativas.

d) Que la fructificación se presente principalmente en dos períodos: el primero comprendido entre los meses de diciembre, enero y febrero (por lo menos de 23% de las

especies) y el segundo durante los meses de mayo y junio (un 42% de las especies). La fructificación, con base al análisis de Regresión Lineal Múltiple, esta asociada en un 25,76% a la temperatura mínima, con tendencia negativa.

7.- En un bosque secundario premontano muy húmedo en Turrialba, Costa Rica los fenómenos fenológicos vegetativos tienen hacia la perennidad, mientras que los reproductivos y de dispersión, tienen a la anualidad; allí cabe esperar que:

a) Cerca del 34,2% de las especies tengan brotación anual, y que cerca del 39,6% de las especies la tengan perenne.

b) Cerca del 36,8% de las especies sean anuales en caída de follaje y cerca del 47,6% sean perennes.

c) Cerca del 55,3% de las especies presenten floración anual, y no se percibe floración perenne.

d) Cerca del 60,5% de las especies tengan fructificación anual, y ninguna perenne.

BIBLIOGRAFIA

- 1.- AGUIRRE, V. Estudio de los suelos del área del Centro Tropical de Enseñanza e Investigación, I.I.C.A. -Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, UCR/CATIE, 1971. 138p.
- 2.- ALLEN, P.H. The rain forest of Golfo Dulce. Gainesville, Fla. University of Florida, 1959. 417p.
- 3.- ALVIM, P DE T. Estimulo de la floración y fructificación del cafeto por aspersión con ácido giberflico. Turrialba (Costa Rica). 8(2):64-72. 1958.
- 4.- Moisture stress as a requirement of flowering of coffee. Science 132:354. 1960.
- 5.- Tree growth periodicity in tropical climates. In Zimmermann, M. The formation of wood in forest trees. New York, Academic Press, 1964. pp.479-495.
- 6.- ANDERSON, E. y HUBRICH, L. A method for describing and comparing blooming season. Bulletin of the Torrey Botanical Club 67(8):639-648. 1940.
- 7.- ARAUJO, V.C. DE Fenologia de essencias florestais amazonicas. Instituto Nacional de Pesquisas de Amazonia, Manaus (Brasil). Boletim Pesquisas Florestais No.4. 1970. 25p .
- 8.- BARBOSA, O. et al. Identificacao e fenologia de especies arboreas de serra catareira (Sao Paulo). Silvicultura (Brasil) 11-12:1-168. 1977-78.
- 9.- BAWA, L.S. Breeding systems of the species of a lowland tropical community. Evolution 28(1):85-92. 1974.
- 10.- y OPLER, P.A. Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29(1):167-179. 1975.
- 11.- BEARD, J.S. The natural vegetation of Trinidad. Oxford, Clarendon Press, 1946. 152p. (Oxford Forestry Memoirs No.20).
- 12.- BENACHIO, S.S. y BLAIR, B.C. A new approach to phenological research. Relationships between environmental factors and day to the appearance of the first leaf in four perennnial species. Agronomy Journal 64:279-301. 1972.

- 13.- BOALER, S.B. Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. II. Plant communities and seasonal variation in the vegetation. *Journal of Ecology* 54:565-579. 1966.
- 14.- BORCHERT, R. Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana O.F. Cook. *Ecology* 61(5):1065-1074. 1980.
- 15.- BROEKMANS, A.F.M. Growth, flowering and yield of the oil palm in Nigeria. *Journal of the West African Institute for Oil Palm Research* 2(5):185-220. 1956.
- 16.- BUDOWSKI, G. Climatology. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1960. 5p.
- 17.- Generalizaciones sobre sucesión vegetal. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1960. 5p.
- 18.- Los bosques en los trópicos húmedos de América. Turrialba (Costa Rica) 16(3):278-285. 1966.
- 19.- Climatological data and natural vegetation. In / UNESCO Natural Resources Research. Agroclimatological methods. Proceeding of the Reading Symposium, 1966. pp.97-100.
- 20.- y SCHREUDER, G. The climate in Turrialba. *Communications from Turrialba (Costa Rica)* No.68:1-36. 1967.
- 21.- BURGER, W. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? *Brenesia (Costa Rica)*. 17:371-388. 1980.
- 22.- CALDWELL, M.L. Erythronium: Comparative phenology of alpine and deciduous forest in relation to environment. *American Midland Naturalist* 82(2):543-558. 1969.
- 23.- CAPRIO, J. Phenological patterns and their use as climatic indicators. *Ground Level Climatology AAAs*. Publication No.86. Washinton D.C. , 1967. 43p.
- 24.- COMBE, J. y GEWALD, N., eds. Gufa de campo de los ensayos forestales del CATIE en Turrialba, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1979. 378p.
- 25.- CROAT, T.B. Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56(3):295-307. 1969.

- 26.- Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4):270-277. 1975.
- 27.- CHAN, H.T. y APPANA H,S. Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps. In Flowering biology. *Malaysian Forester* 43(2):132-143. 1980.
- 28.- DA CRUZ., DE ALMEIDA R. y FERNANDES, N. Fenologia de especies florestais em floresta tropical umida de terra firme na Amazonia Central. Manaus, Brasil. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia -Coselho Nacional de Desenvolvimento Cientifico e Tecnologico, 1978. 27p.
- 29.- DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60(1):147-170. 1972.
- 30.- DETHIER, U.G. Chemical interactions between plants and insects. In Sondheimer, E y Simeone, J. *Chemical Ecology*. London, Academic Press, 1970. pp.83-99.
- 31.- DE WOLF, G.P. On the sizes of floras. *Taxon* 13:149-153. 1964.
- 32.- FAEGRI, K. y PIJL, van der L. The principles of pollination ecology. London, Pergammon Press, 1979.244p.
- 33.- FLINT, H.L. Phenology and genecology of woody plants. In Lieth, H., ed. *Phenology and seasonality modeling*. New York, Springer-Verlag, 1974. pp.83-97.
- 34.- FOURNIER, L.A. y SALAS, S. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colon. *Revista de Biología Tropical (Costa Rica)* 14(1):75-85. 1966.
- 35.- Estudio preliminar sobre la floración en el roble de sabana, Tabebuia pentaphylla (L) Hemsl. *Revista de Biología Tropical (Costa Rica)* 15(2):259-267. 1967.
- 36.- y CAMACHO de C.I. Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano *Revista de Biología Tropical (Costa Rica)* 21(1):59-67. 1973.
- 37.- Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba (Costa Rica) 29(4):422-423. 1974.

- 38.- y CHARPENTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. Turrialba (Costa Rica) 25(1):45-48. 1975.
- 39.- El dendrofenograma, una representación del comportamiento fenológico de los árboles. Turrialba (Costa Rica) 26(1):96-97. 1976.
- 40.- Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Turrialba (Costa Rica) 26(1):54-59. 1976.
- 41.- y HERRERA DE FOURNIER, M.E. Producción, descomposición e invertebrados del mantillo en varias etapas de la sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica. Revista de Biología Tropical (Costa Rica) 25(2):275-288. 1977.
- 42.- Determinación cuantitativa de la floración en café Coffea arabica L. Turrialba (Costa Rica) 30(2):219-220. 1980.
- 43.- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. y OPLER, P.A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. Journal of Ecology 62(3):981-912. 1974.
- 44.- Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In Lieth, H., ed. Phenology and seasonality modeling. New York, Springer-Verlag, 1974. pp.287-296.
- 45.- Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution In Gilberth, L.E. y Raven, P.H., eds. Coevolution of animals and plants. Austin, University of Texas, 1975. pp.192-209.
- 46.- FOSTER, R.B. Tachigalia versicolor is a suicidal neotropical tree. Nature 268(5626):625-626. 1977.
- 47.- GARNER, W. Recent work on photoperiodism. Botanical Review 3(5):259-275. 1973.
- 48.- GEIGER, R. The climate near the ground. Massachusetts, University Press, 1955. 446p.
- 49.- GENTRY, A. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica. 6(1):64-68. 1974.
- 50.- GONZALEZ DE MOYA, M. Ordenación de un bosque subtropical de crecimiento secundario en Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, IICA, 1955. 140p.

- 51.- HARBORNE, J.B. Introduction to ecological biochemistry. London, Academic Press, 1977. pp.103-129.
- 52.- HARCOTBE, P.A. Nutrient cycling in secondary plant succession in a humid tropical forest region (Turrialba, Costa Rica). Tesis Doctor of Philosophy. Connecticut, Yale University, 1973. 94p.
- 53.- Hardy, F. The soils of the IAIAS areas. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1961. 74p.
- 54.- HARPER, J.L. Population biology of plants. London, Academic Press, 1977. 338p.
- 55.- HEINRICH, B. y RAVEN, P. Energetics and pollination ecology. Science 176:597-602. 1972.
- 56.- HEITHAUS, E.R. Flowers visitation records and resource overlap of bees and wasps in northwest Costa Rica. Brenesia (Costa Rica). 16:9-52. 1979.
- 57.- HOLDRIDGE, L.R. Life zone ecology. 2 ed. San Jose, Costa Rica, Tropical Science Center, 1967. 124p.
- 58.- y POVEDA, L.J. Arboles de Costa Rica. San José, Costa Rica, Centro Científico Tropical, 1975. 546p.
- 59.- HOWE, H. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58:539-550. 1977.
- 60.- HUMPHRIES, E.C. A consideration of factors controlling the opening of buds in the cacao tree (Theobroma cacao). Annals of Botany (n.s.) 8:259-267. 1974.
- 61.- INSTITUTO INTERAMERICANO DE CIENCIAS AGRICOLAS. Datos meteorológicos. Turrialba, Costa Rica, 1976-1978.
- 62.- JANZEN, D.H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21(3):620-637. 1967.
- 63.- Herbivores and the number of tree species in tropical forest. American Naturalist 104(940):501-528. 1970.
- 64.- Blackwater rivers and mast fruiting. Biotropica 6(2):69-103. 1974.
- 65.- Seeding patterns of tropical trees. In Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M., ed. Tropical trees as living systems. New York, Cambridge University Press, 1976. pp.83-128.

- 66.- JONES, E.W. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *Journal of Ecology* 43: 564-594. 1955.
- 67.- KORIBA, K. On the periodicity of trees growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation os resting bud. *Garden's Bulletin*, 17(1):11-81. 1958.
- 68.- LEVIN, D. y ANDERSON, W. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104(939):455-467. 1970.
- 69.- Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations In Richards, A.J. The pollination of flowers by insects. London, Academic Press, 1978. pp.133-150.
- 70.- LIETH, H. y RADFORD, J.S. Phenology resource management, and synagraphic computer mapping. *Bioscience* 21:62-70. 1971.
- 71.- LINDSEY, A.A. y NEWMAN, J.E. Use of official weather data in spring time temperature analysis of an Indiana phenological record. *Ecology* 37(4):812-823. 1956.
- 72.- LOJAN, L. Periodicidad del clima y del crecimiento de especies forestales en Turrialba, Costa Rica. *Turrialba (Costa Rica)* 17(1):71-83. 1967.
- 73.- LOWE, R.G. Periodicity of a tropical rain forest tree *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Commonwealth Forestry Review* 47:150-163. 1968.
- 74.- McARTHUR, R.H. Population ecology of some warblers of N.E. coniferous forest. *Ecology* 39:599-619. 1958.
- 75.- McCLURE, H.E. Flowering, fruiting and animal in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester* 29:182-203. 1966.
- 76.- MARTINEZ, H. Producción de un bosque secundario sometido a diferentes intensidades de raleo en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1979. 101p.
- 77.- MEDWAY, I. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society* 4:117-146. 1972.

- 78.- MOWBRAY, T.B. y OOSTING, H. Vegetation gradients in relation to environment and phenology in a Southern Blue Ridge Gorge. *Ecological Monographs* 38(4):309-344. 1968.
- 79.- NEVLING JUNIOR, L. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. XVI. The flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *Journal of the Arnold Arboretum* 52:586-613. 1971.
- 80.- NIENSTAEDT, H. Genetic variations in some phenological characteristics of forest trees. In Lieth, H., ed. *Phenology and Seasonality Modeling*. New York, Springer-Verlag, 1974. pp.389-400.
- 81.- NJOKU, E. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. *Journal of Ecology* 51:617-624. 1963.
- 82.- Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observations on seedlings. *Journal of Ecology* 52:19-26. 1964.
- 83.- OPLER, P.A., BAKER, H.G. y FRANKIE, G.W. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7(4):234-247. 1975.
- 84.-, FRANKIE, G.W. y BAKER, H. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188. 1980.
- 85.- ORTIZ, R. Estructura, composición florística, fisonomía y comportamiento fenológico de un bosque pluvial de premontano. Tesis Lic. en Biología. San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica, Universidad de Costa Rica, 1976. 79p
- 86.- PRINGER, A.A. y BORTHWICK, H.A. Photoperiodic responses of coffee. *Turrialba (Costa Rica)* 5:72-77. 1955.
- 87.-, DOWNS, R.J. y BORTHWICK, H.A. Effects of photoperiods on *Rauvolfia*. In: Inter American Cacao Conference, 8th Port of Spain, Trinidad and Tabago, 1960. Proceedings, Port of Spain, 1960. pp.82-90.
- 88.- PROCTOR, M.C.F. Insect pollination syndromes in evolutionary and ecosystematic context. In: Richards, A.J. *The pollination of flowers by insects*. London, Academic Press, 1978. pp.105-116.
- 89.- PUTZ, F.E. Aseasonality in Malaysian tree phenology. *Malaysian Forester* 42(1):1-24. 1979.

- 90.- RHOADES, D. Herbivores. New York, Academic Press, 1978. pp.4-48.
- 91.- RICHARDS, P.W. The tropical rain forest. New York, Cambridge University, 1952. 450p.
- 92.- ROJAS, A. Efecto del raleo sobre el crecimiento en área basal de un bosque secundario en el trópico húmedo. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1975. 78p.
- 93.- ROSERO, P. Selección de algunas especies forestales a base de su crecimiento y regeneración natural. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa, IICA, 1960. 59p.
- 94.- Resultados de tratamiento silviculturales en un bosque tropical en Turrialba. Turrialba, Costa Rica, IICA, s.f. 38p.
- 95.- ROWE, J.S. Environmental preconditioning with special reference to forestry. Ecology 45(2):399-463. 1964.
- 96.- SHARMA, S.K. y RAJESWARAN, S. A further study of phenology and nursery behavior of some Andaman timber species. The Indian Forester. 96(2):89-94. 1970
- 97.- SCHIMPER, A.F.W. Plant geography upon a physiological basis. Weinheim, Cramer, 1964. 839p.
- 98.- SMYTHE, N. Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. American Naturalist 104:25-35. 1970
- 99.- SNOW, D.W. A possible selective factor in evolution of fruit season in tropical forest. Oikos 15:274-281. 1964.
- 100.- STANLEY, P.C. Flora of Costa Rica. Chicago, Field Museum of Natural History Botany Vol. XVIII. 1973. 1571p.
- 101.- STEARNS, F.W. Phenology and environmental education. In: Lieth, H. ed. Phenology and Seasonality Modeling. New York, Springer Verlag, 1974. pp. 425-429.
- 102.- STILES, F.G. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rica Heliconia species. Ecology 56(2):285-301. 1975.
- 103.- Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. Science 198:1177-1178. 1975.

- 104.- TANNER, E.V.J. Four montane rain forest of Jamaica: a quantitative characterization of the soil and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65:883-918. 1977.
- 105.- VEZINA, P.E. y GRANDINER, M.M. Phenological observations of spring geophytes in Quebec. *Ecology* 46(6):869-872. 1965.
- 106.- WAGGONER, P.E. Modeling seasonality. In: Lieth, H. ed. *Phenology and seasonality*. New York, Springer Verlag, 1974. pp. 301-332
- 107.- Using models of seasonality. In: Lieth, H. ed. *Phenology and seasonality modeling*. New York, Spring Verlag, 1974. pp. 401-406.
- 108.- WALTER, H. Zonas de vegetacion y clima. Traduccion del aleman. Barcelona, Omega, 1977. 245p.
- 109.- WAREING, P.F. Photoperiodism in woody plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 7:191-214. 1956.
- 110.- WILLIAMS, R.F. Redistribution of mineral element during development. *Annual Review of Plant Physiology* 6:25-42. 1955.

8 APENDICE.

CUADRO 1A - Formulario de Registro

BROTADURA	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	

CAIDA DE FO LLAJE	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	

FLORACION	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	

FRUCTIFICA- CION	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z	

Cuadro 2A. Total de especies con al menos un individuo con más de 15 cm de DAP en un bosque secundario muy húmedo de premontano en Turrialba, Costa Rica, de 3,5 ha.

Especie	Familia
<i>Adelia triloba</i> (Muell. Arg.) Hemsl.	Euphorbiaceae
<i>Allophylus psilospermus</i> Radlk.	Sapindaceae
<i>Amyris barbata</i> Lundell.	Rutaceae
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell. Arg.	Apocynaceae
<i>Batocarpus costaricensis</i> Standl. & L. Wms.	Moraceae
<i>Brosimum terrabanum</i> Pittier	Moraceae
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae
<i>Brosimum</i> sp.	Moraceae
<i>Bunchosia cornifolia</i> HBK.	Malpighiaceae
<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb. var. <i>Rekol</i> Standl.	Guttiferae
<i>Carica mexicana</i> (A. DC.) L. Wms.	Caricaceae
<i>Casearia sylvestris</i> Swartz.	Flacourtiaceae
<i>Casearia</i> sp.	Flacourtiaceae
<i>Cassia spectabilis</i> DC.	Caesalpinaceae
<i>Castilla elastica</i> Cerv.	Moraceae
<i>Cecropia insignis</i> Liebm.	Moraceae
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertoloni	Moraceae
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Bombacaceae
<i>Celtis schipii</i> Standley	Ulmaceae
<i>Clusia mexicana</i> (Liebm.) Lanjou W.	Moraceae
<i>Clethra mexicana</i> A. DC.	Clethraceae
<i>Conostegia puberula</i> Cogn.	Melastomaceae
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pavón) Cham.	Boraginaceae
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae
<i>Coussapou</i> sp.	Moraceae
<i>Couratea hexandra</i> (Jacq.) Schum.	Rubiaceae
<i>Croton panamensis</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Croton schiedeanus</i> Schlech.	Euphorbiaceae
<i>Cupania cinerea</i> Poepp. y Endl.	Sapindaceae
<i>Chimarrhis parviflora</i> Standl.	Rubiaceae
<i>Chrysophyllum</i> sp.	Sapotaceae
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Dene & Planch.	Araliaceae
<i>Dipterodendron costaricense</i> Radlk.	Sapindaceae
<i>Enallagma sessilifolia</i> (Donn. Smith.) Standl.	Bigoniaceae
<i>Erythrina costaricensis</i> Micheli	Papilionaceae
<i>Eupatorium Pittieri</i> Klatt.	Compositae
<i>Ficus involuta</i> (Liebm.) Miq.	Moraceae
<i>Ficus Jimenezii</i> Standl.	Moraceae
<i>Ficus Tonduzii</i> Standl.	Moraceae
<i>Genipa americana</i> L.	Rubiaceae
<i>Goethalsia melantha</i> (Donn. Smith) Burret.	Tiliaceae
<i>Guarea brevianthera</i> C. DC.	Meliaceae
<i>Guarea bullata</i> Radlk.	Meliaceae
<i>Guarea Caoba</i> C. DC.	Meliaceae
<i>Guarea longipetiola</i> C. DC.	Meliaceae
<i>Guarea microcarpa</i> C. DC.	Meliaceae
<i>Guarea Pittieri</i> C. DC.	Meliaceae
<i>Guarea</i> sp.	Meliaceae
<i>Guatteria Tonduzzi</i> Diels,	Annonaceae
<i>Hampea appendiculata</i> (Donn. Smith.) Standl.	Bombacaceae
<i>Hasseltia floribunda</i> HBK.	Flacourtiaceae
<i>Hedyosmum costaricense</i> C. E. Wood.	Chloranthaceae
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Tiliaceae
<i>Hirtella triandra</i> Swartz.	Rosaceae
<i>Hymenolobium pulcherrimum</i> Ducke	Papilionaceae
<i>Inga densiflora</i> Benth.	Mimosaceae
<i>Inga marginata</i> Willd.	Mimosaceae
<i>Inga punctata</i> Willd.	Mimosaceae
<i>Inga sapindoides</i> Willd.	Mimosaceae
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	Mimosaceae
<i>Inga</i> sp.	Mimosaceae
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don.	Rignonaceae
<i>Jacaratia costaricensis</i> I. M. Johnston,	Caricaceae
<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg.) Rusby.	Lacistemaceae
<i>Lafouensia punicifolia</i> DC.	Lythraceae
<i>Licania</i> sp.	Rosaceae

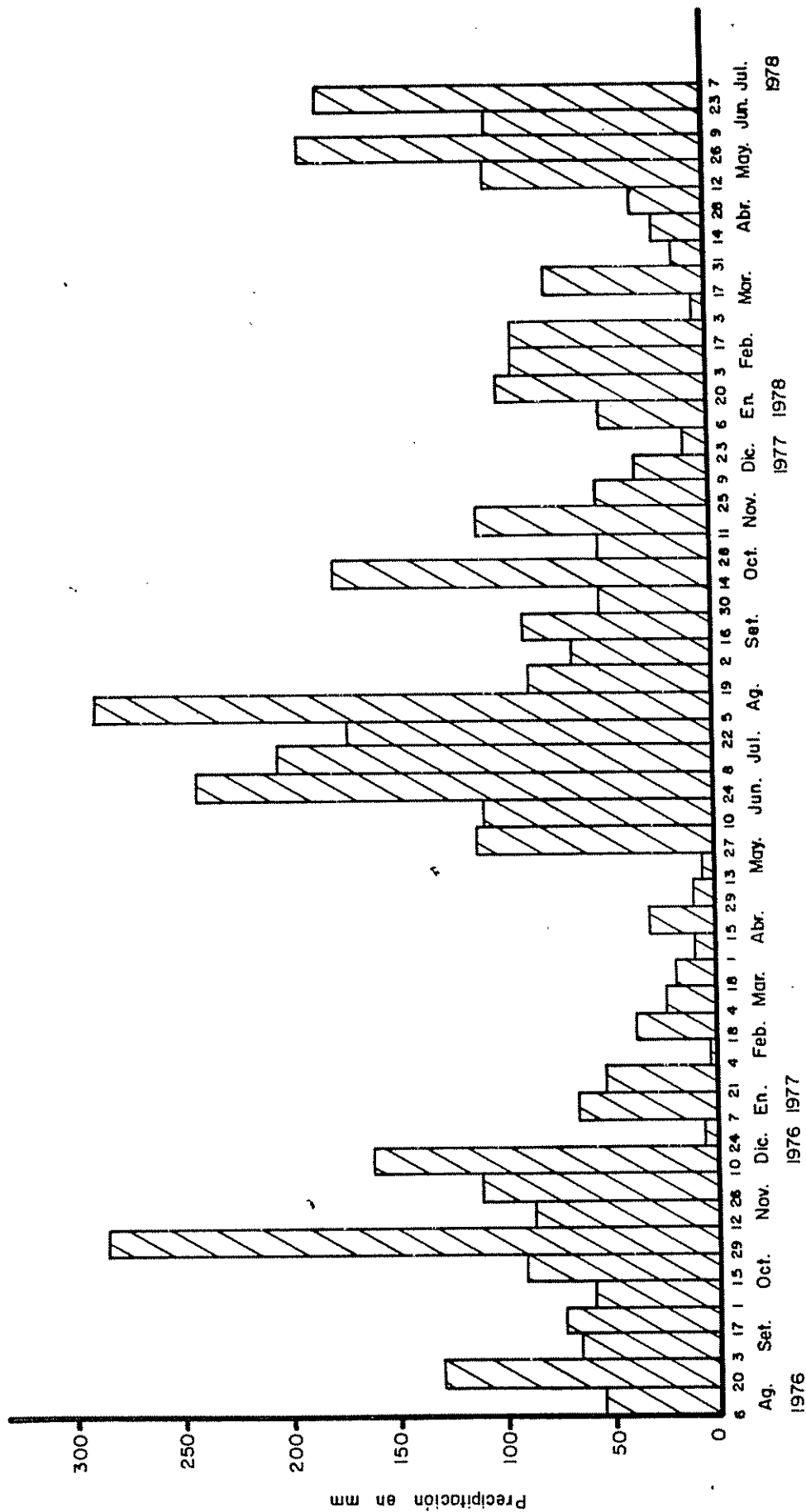
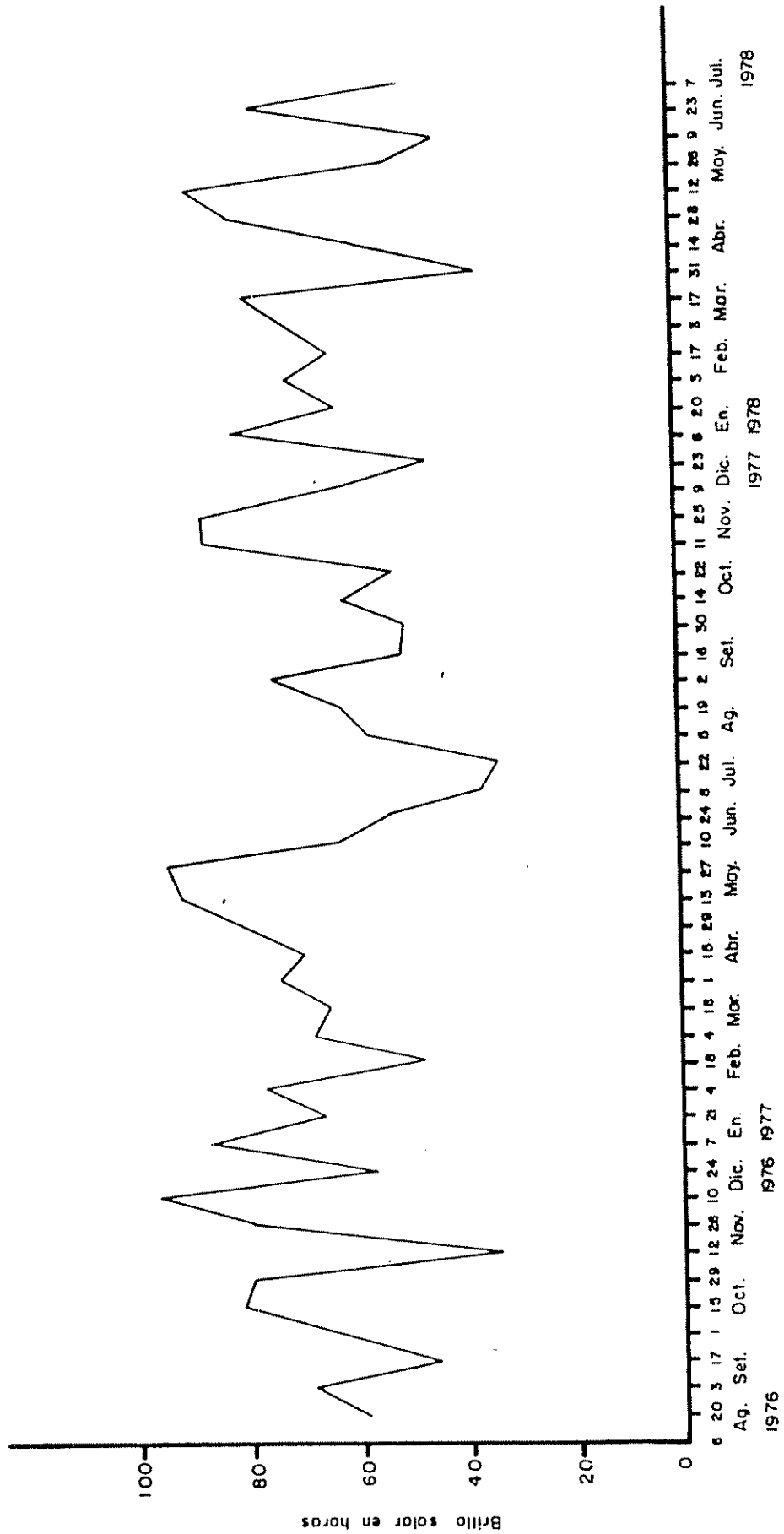


Fig. 1 A Precipitación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de junio de 1976 a julio de 1978



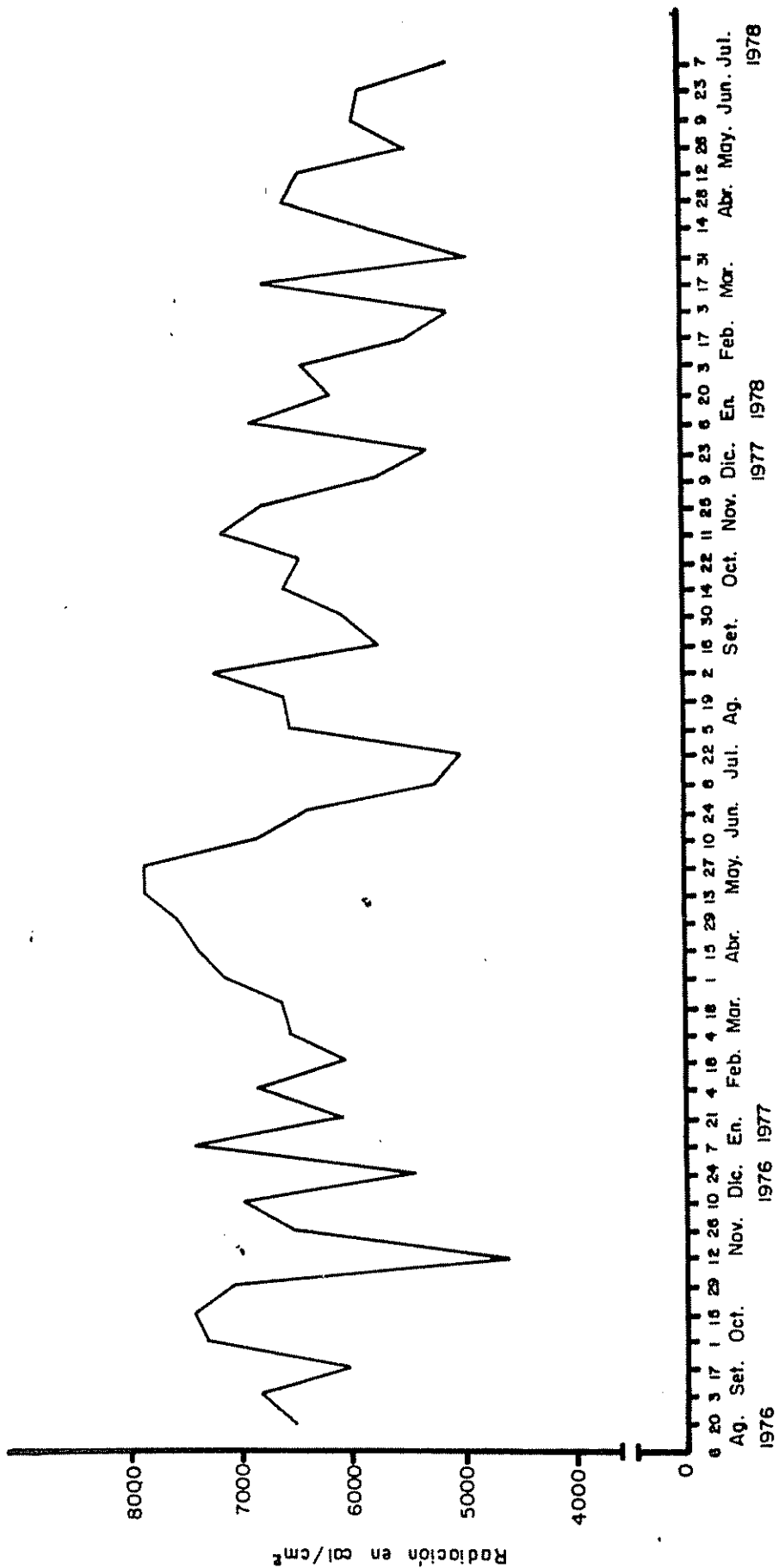


Fig. 4 A Radiación quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1976 a julio de 1978

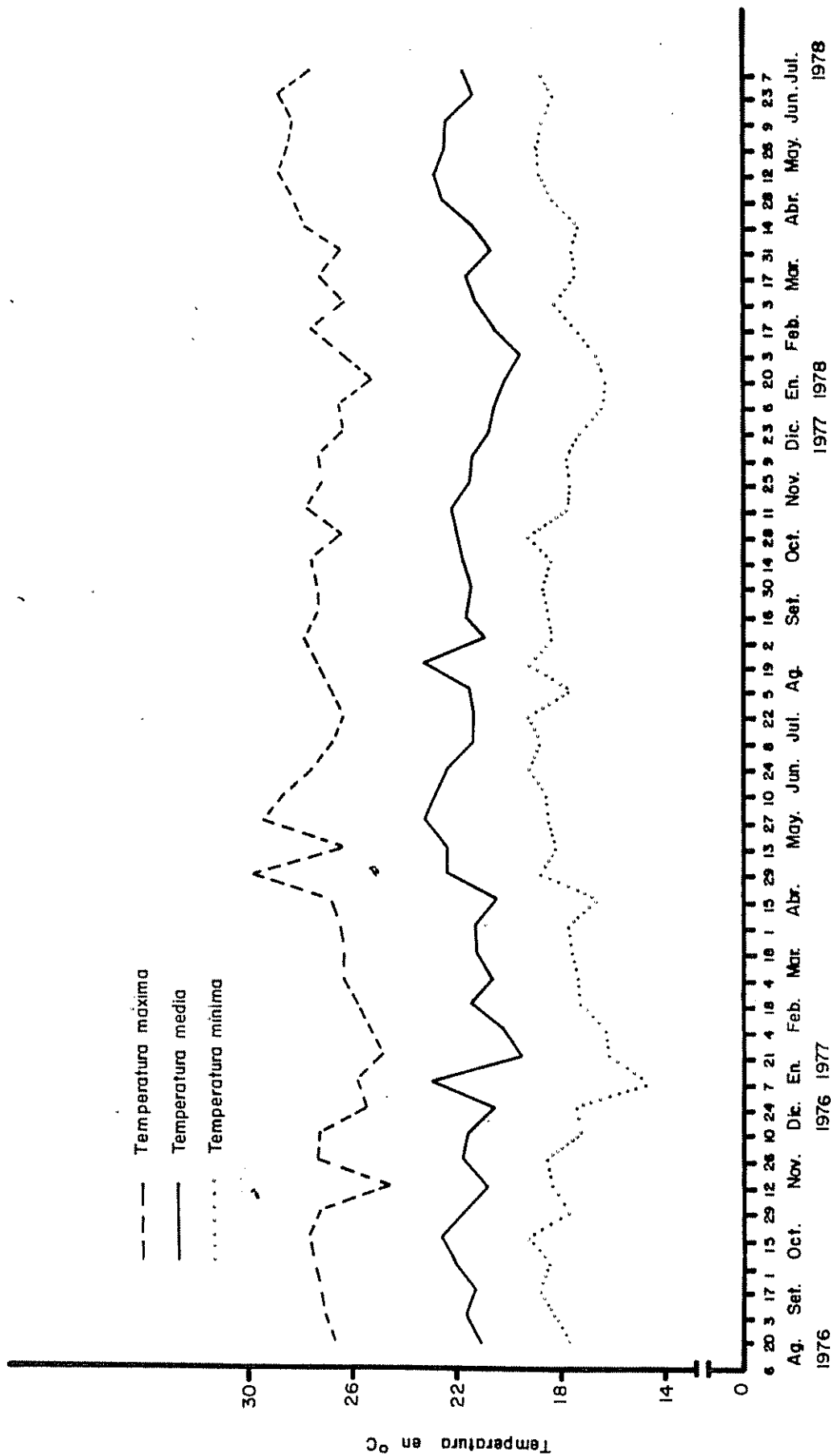


Fig. 5A Temperatura máxima, media, mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica de junio de 1976 a julio de 1978

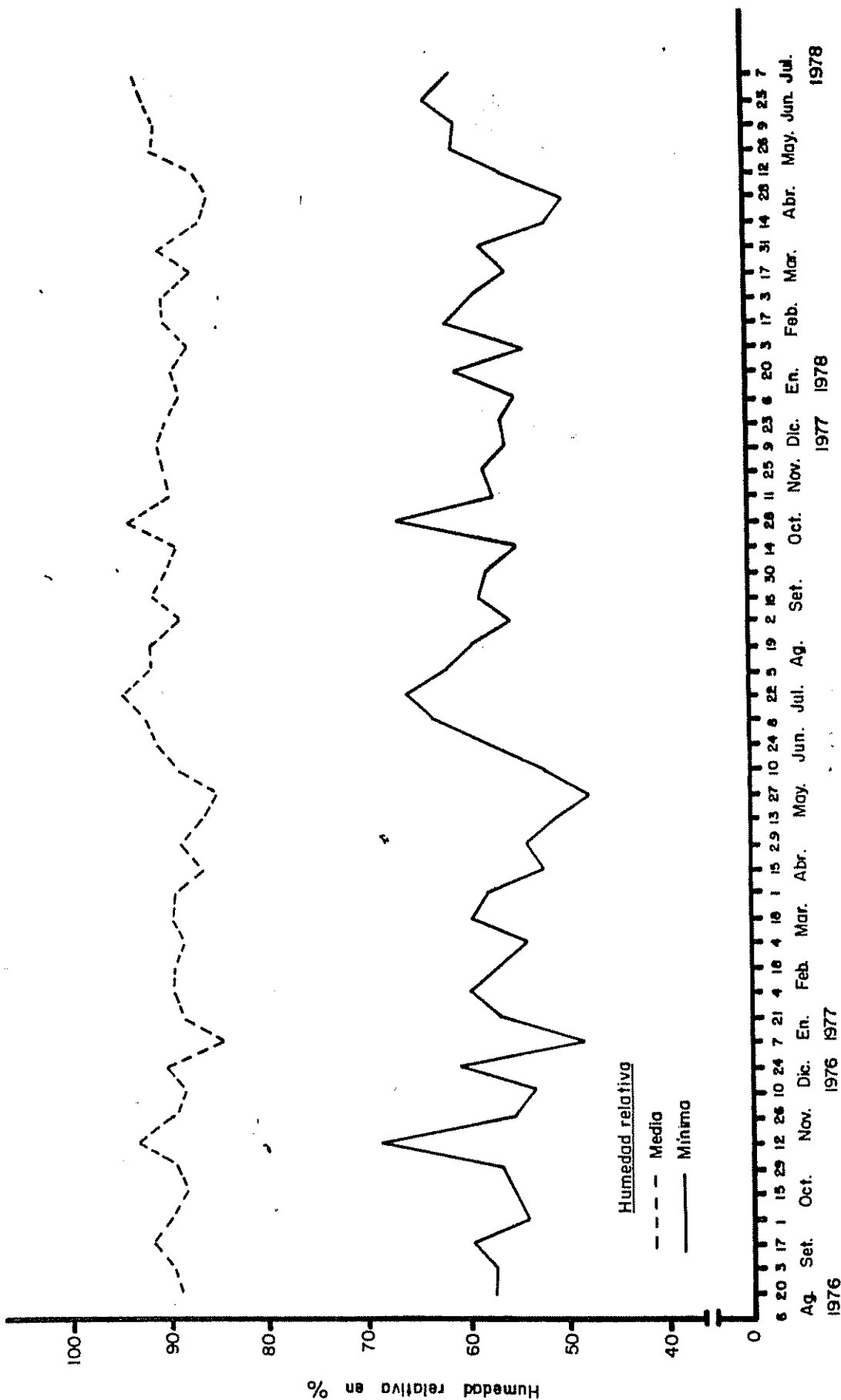


Fig. 6 A Humedad relativa media y mínima quincenal en Turrialba, Costa Rica, de agosto de 1976 a julio de 1978

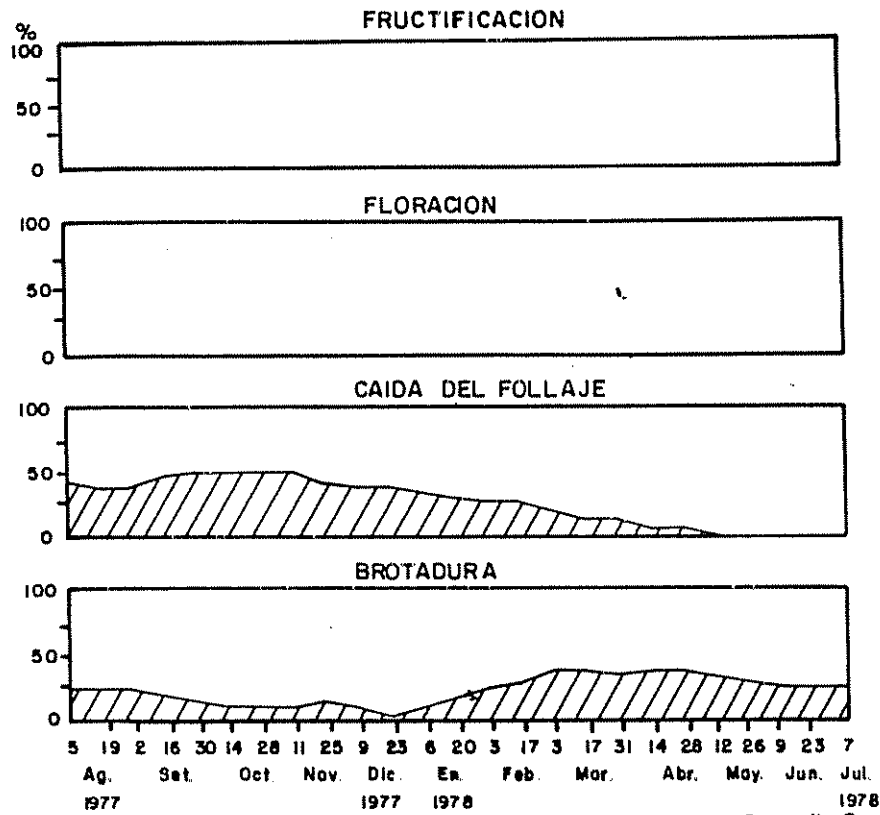


Fig. 7A Dendrofenograma de Batocarpus costaricensis Standl. & L. Wms.

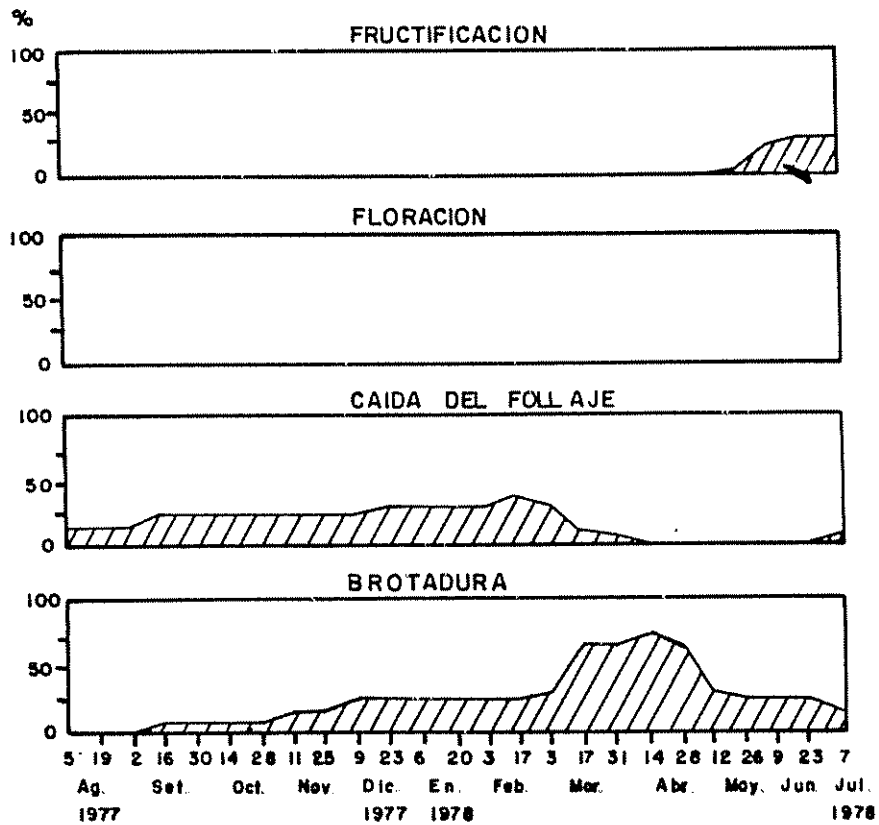


Fig. 8A Dendrofenograma de Brosimum terrebanum Pittler

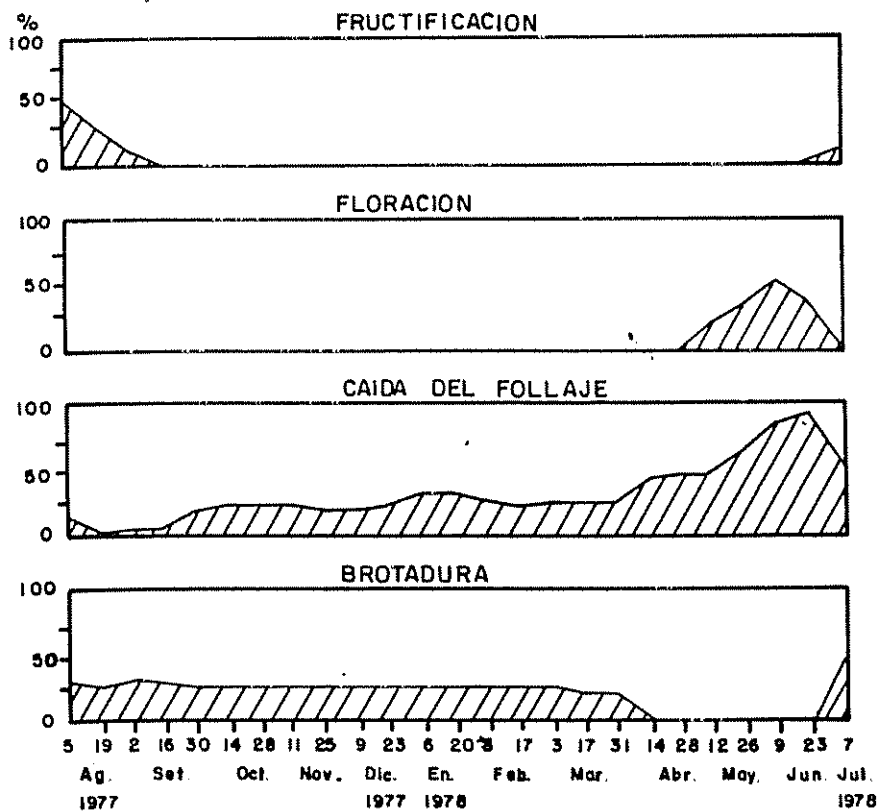


Fig. 9A Dendrofenograma de *Castilla elástica* Cerv.

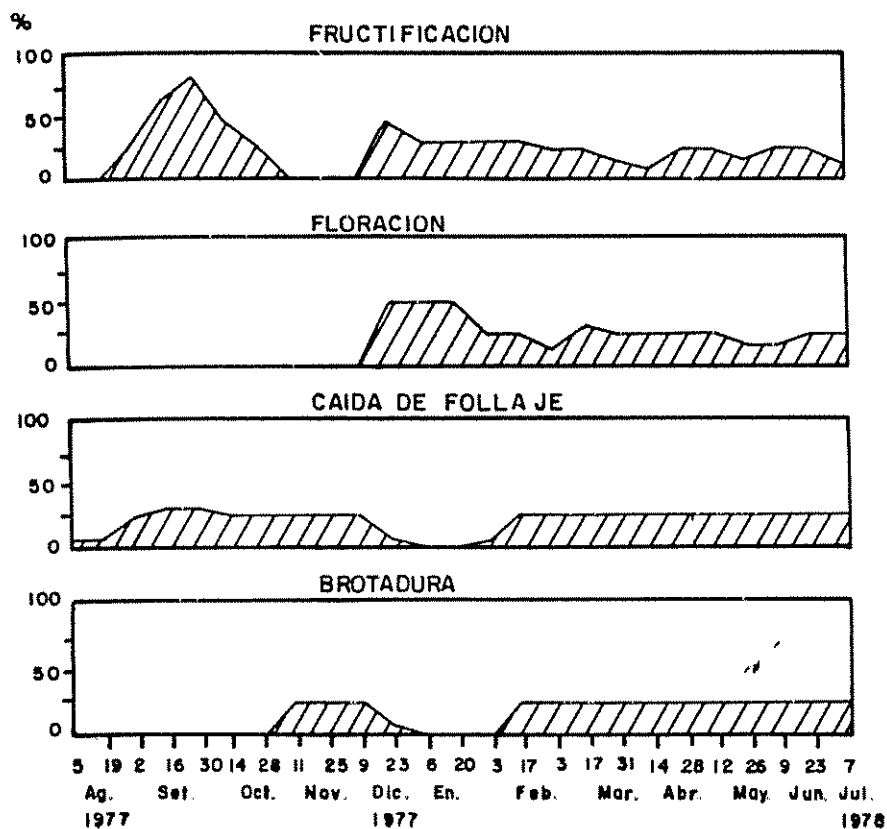


Fig. 10A Dendrofenograma de *Cecropia obtusifolia* Bertolini

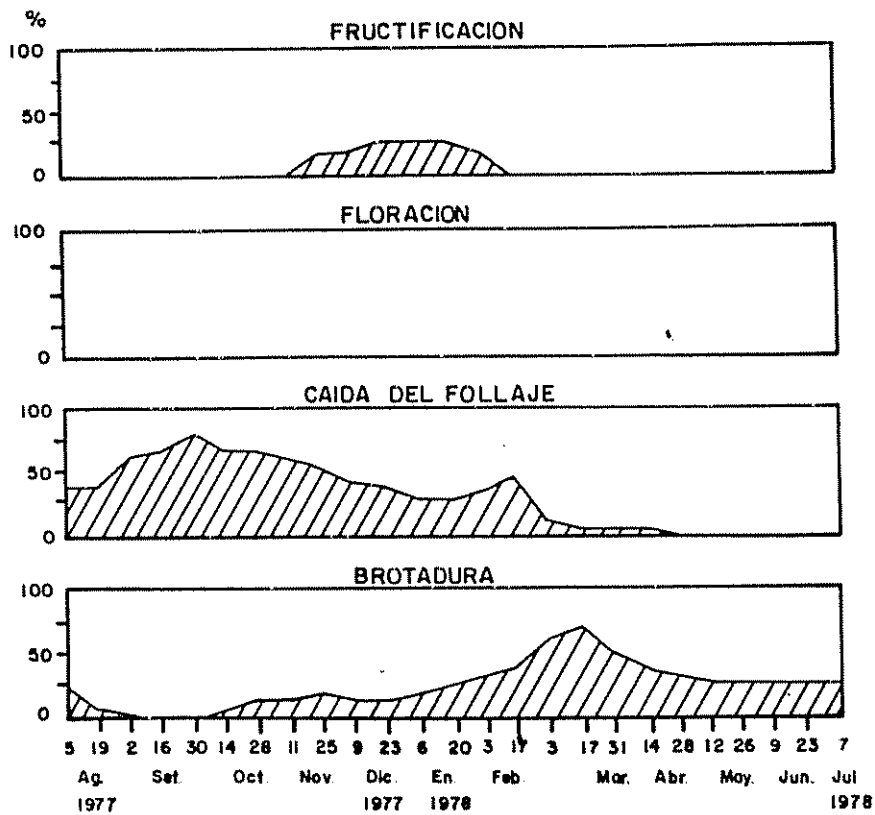


Fig.11A Dendrofenograma de *Celtis schippii* Standley

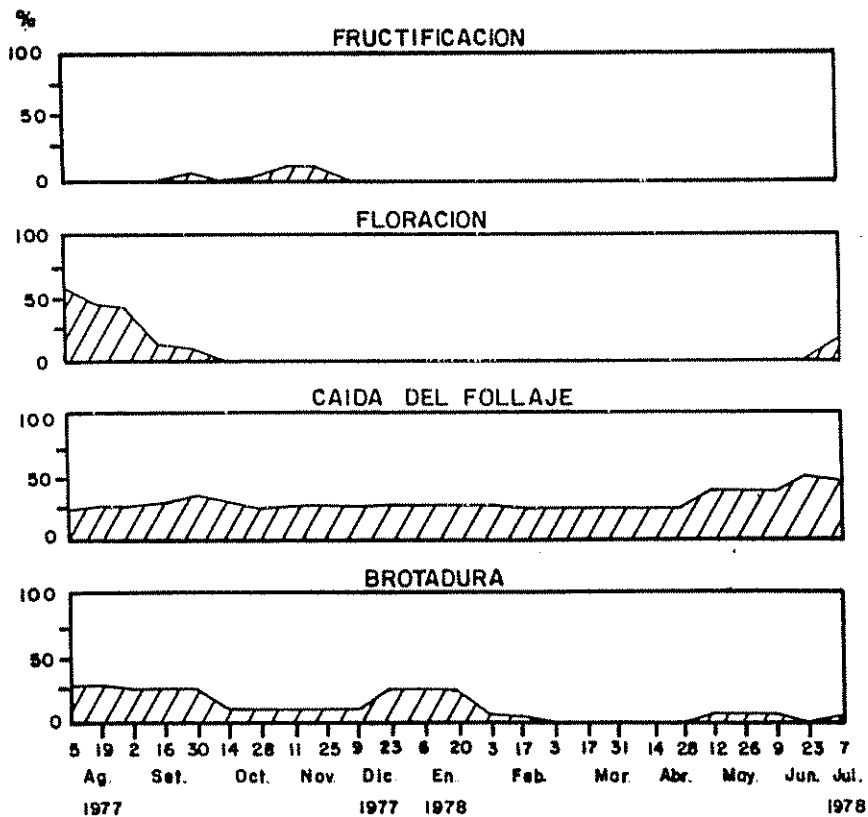


Fig.12A Dendrofenograma de *Chrysophyllum* sp.

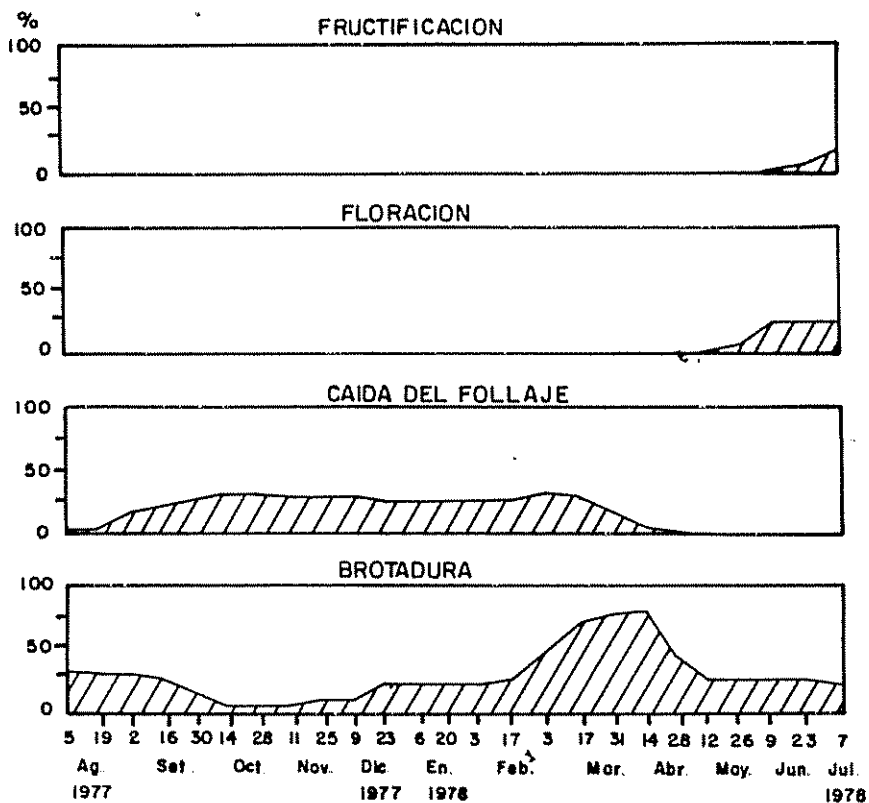


Fig.13A Dendrofenograma de *Clethra mexicana* A.D.C.

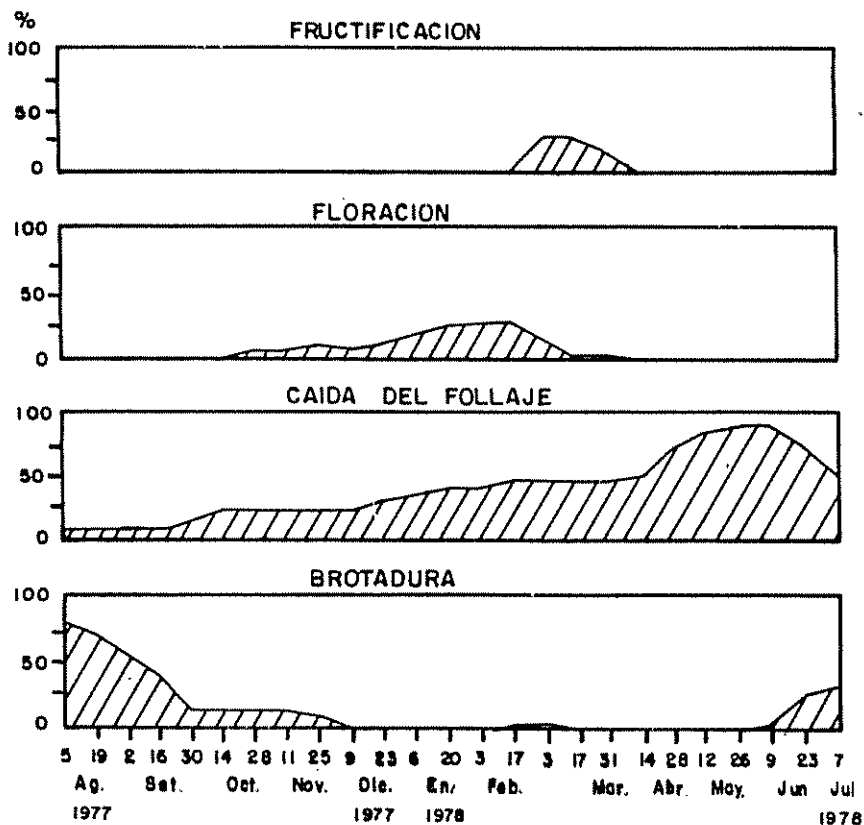


Fig.14A Dendrofenograma de *Cordia alliodora* (Ruiz & Pavón) Cham.

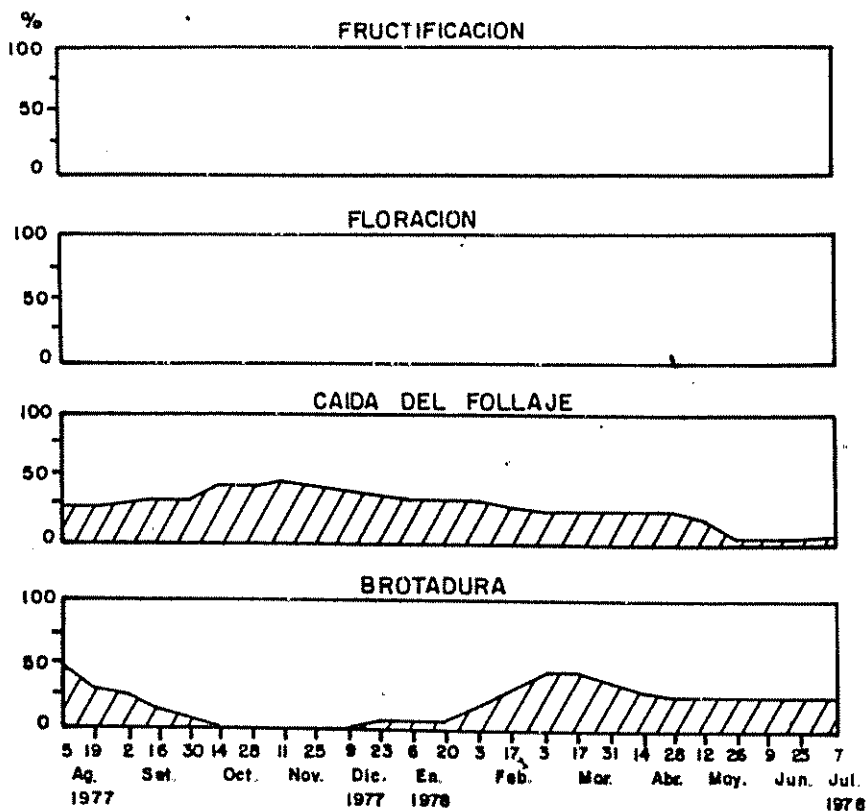


Fig.15A Dendrofenograma de *Croton schiedeanus* Schlech.

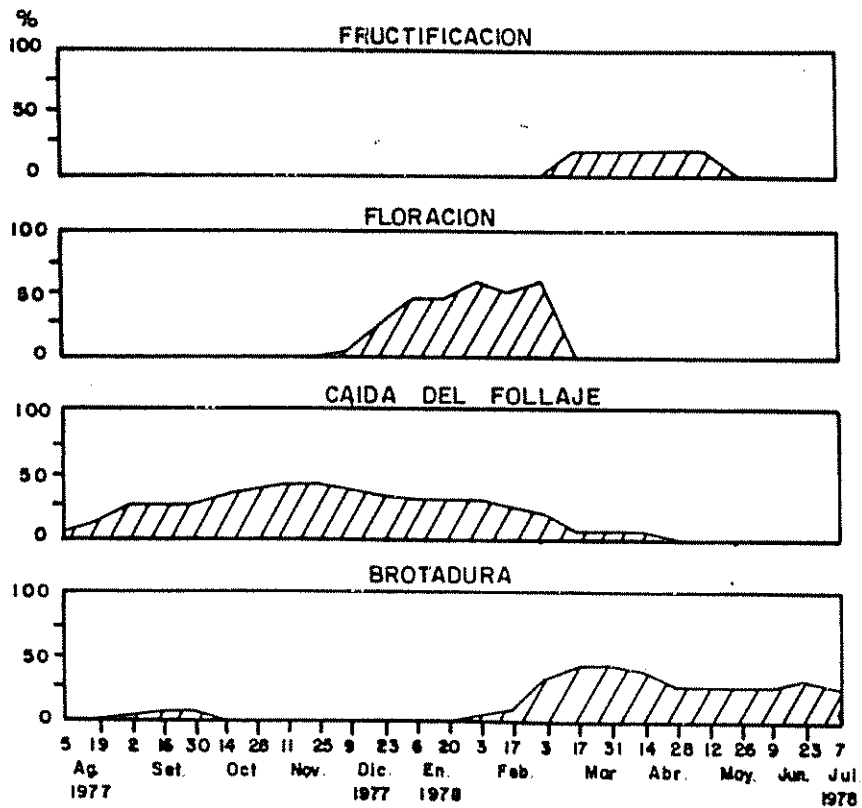


Fig.16A Dendrofenograma de *Eupatorium pittieri* Klatt.

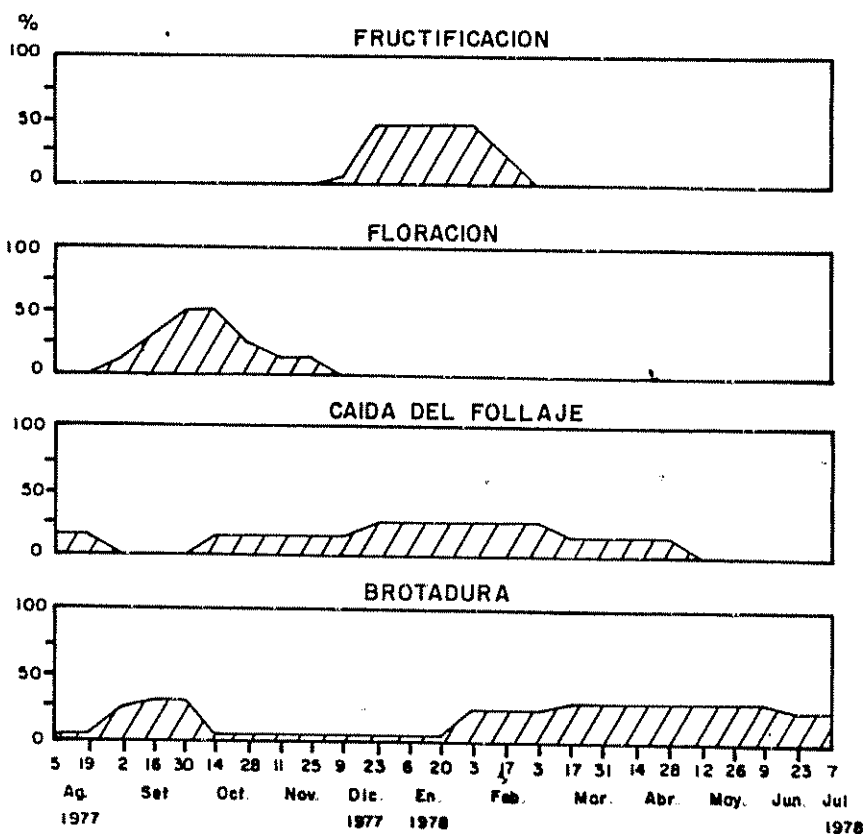


Fig.17A Dendrofenograma de *Guarea microcarpa* C.D.C.

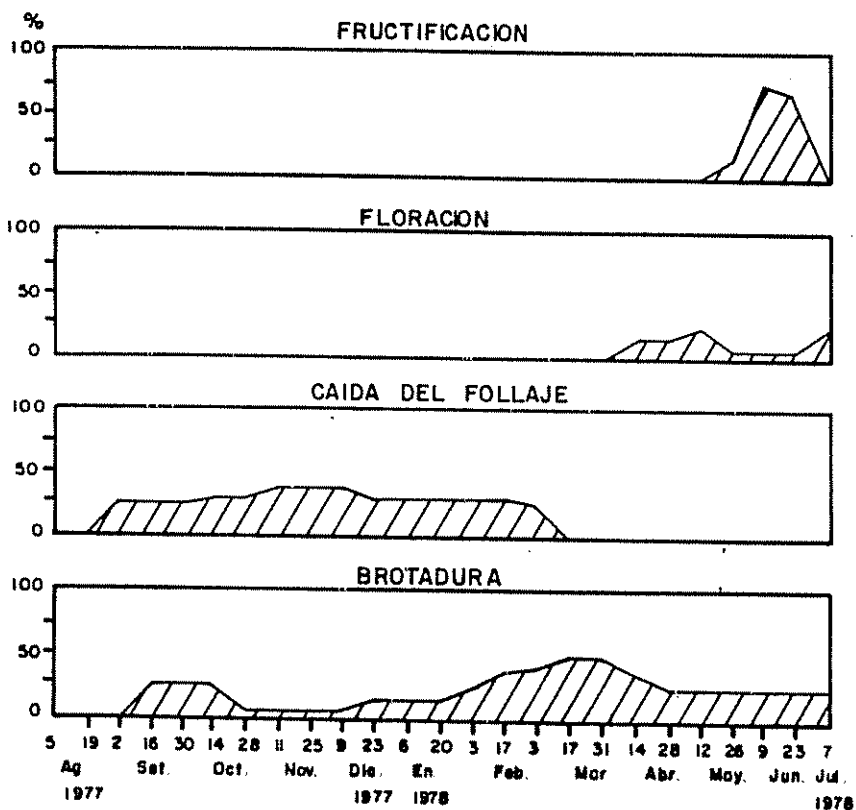


Fig.18A Dendrofenograma de *Hasseltia floribunda* HBK.

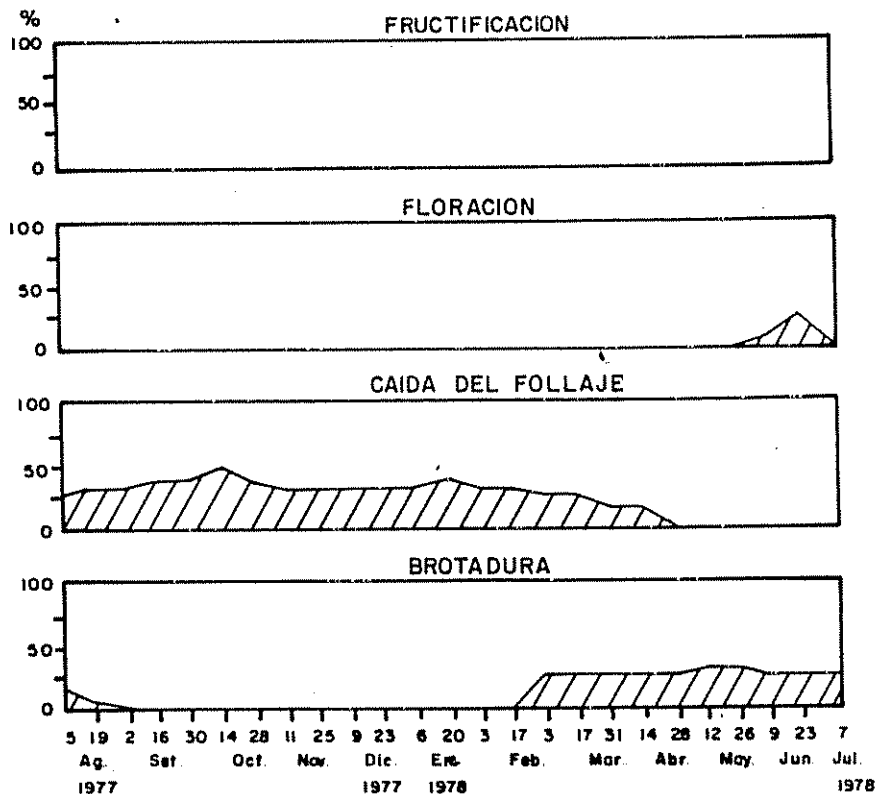


Fig.19A Dendrofenograma de *Hirtella trianga* Swartz.

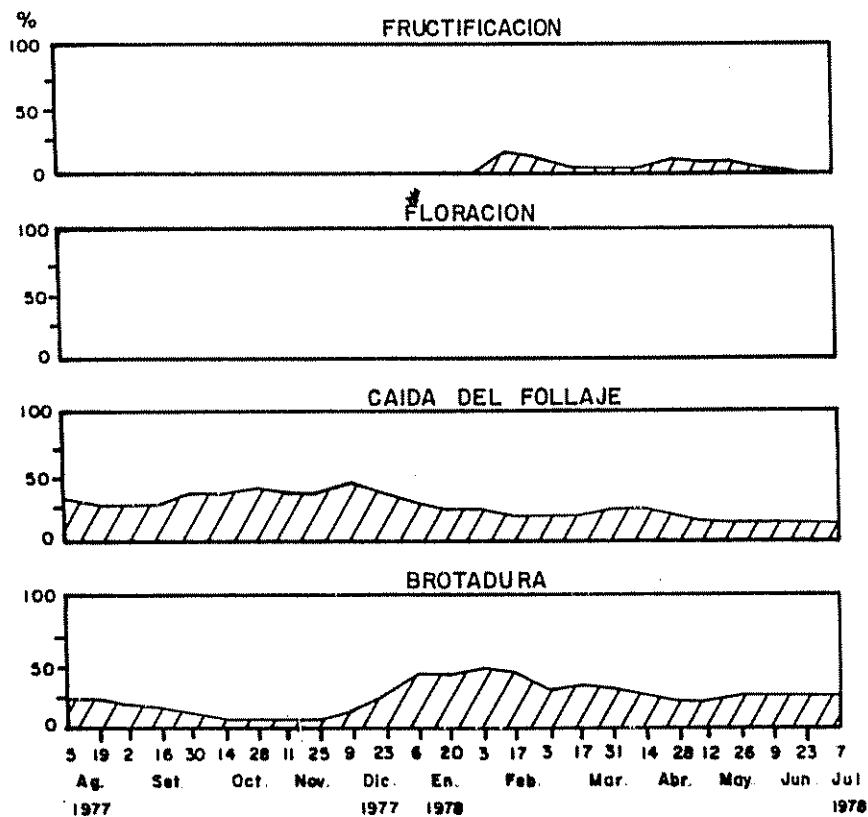


Fig.20A Dendrofenograma de *Inga densiflora* Benth.

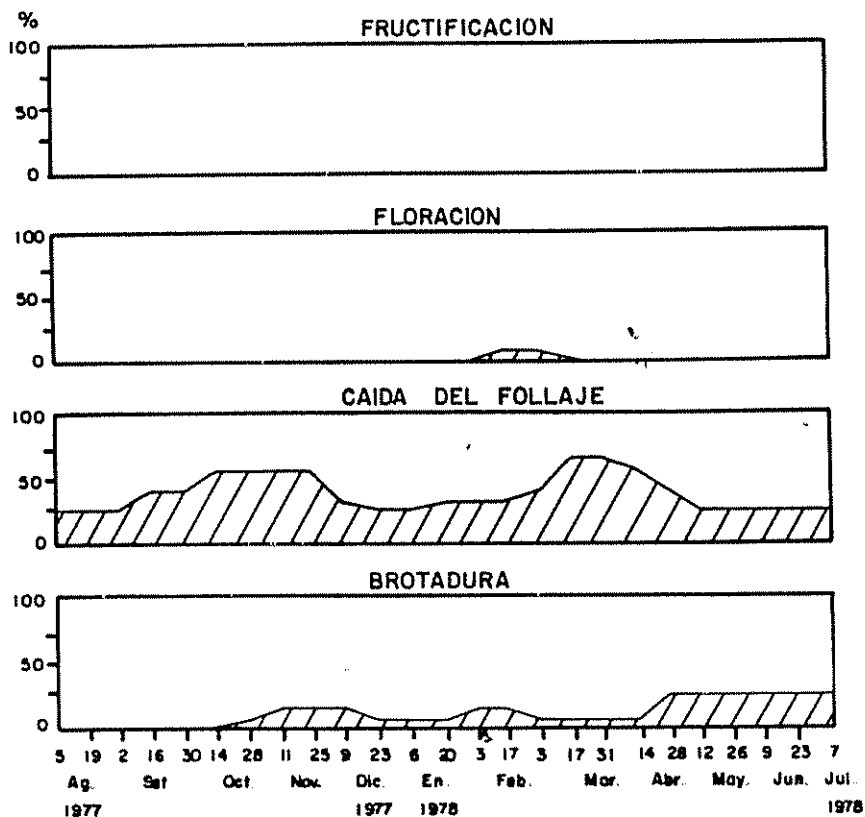


Fig.21A Dendrofenograma de *Inga punctata* Willd.

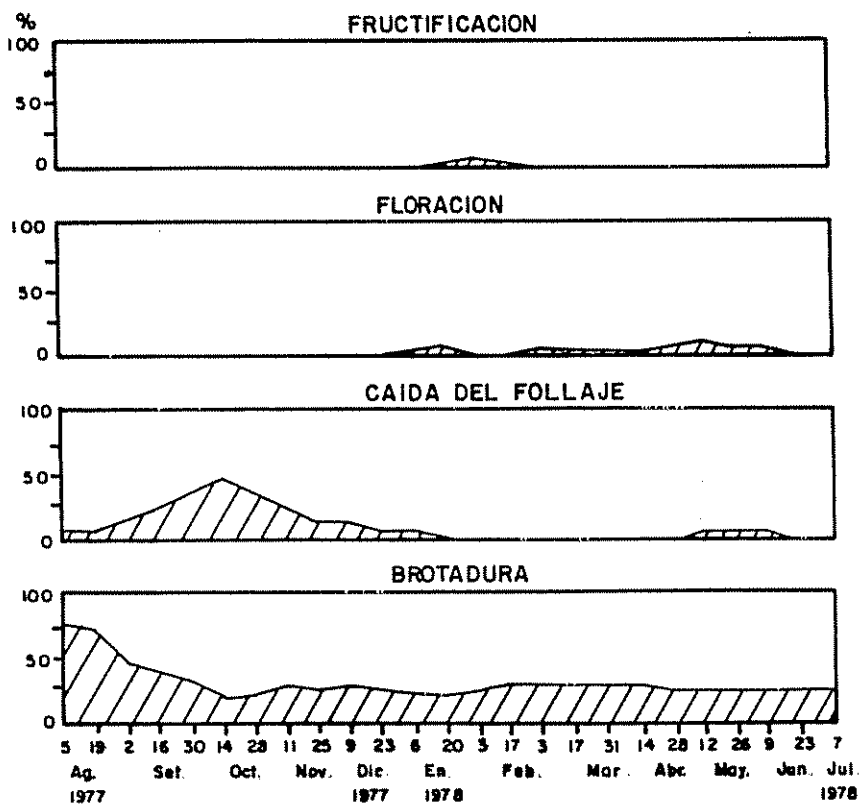


Fig.22A Dendrofenograma de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don.

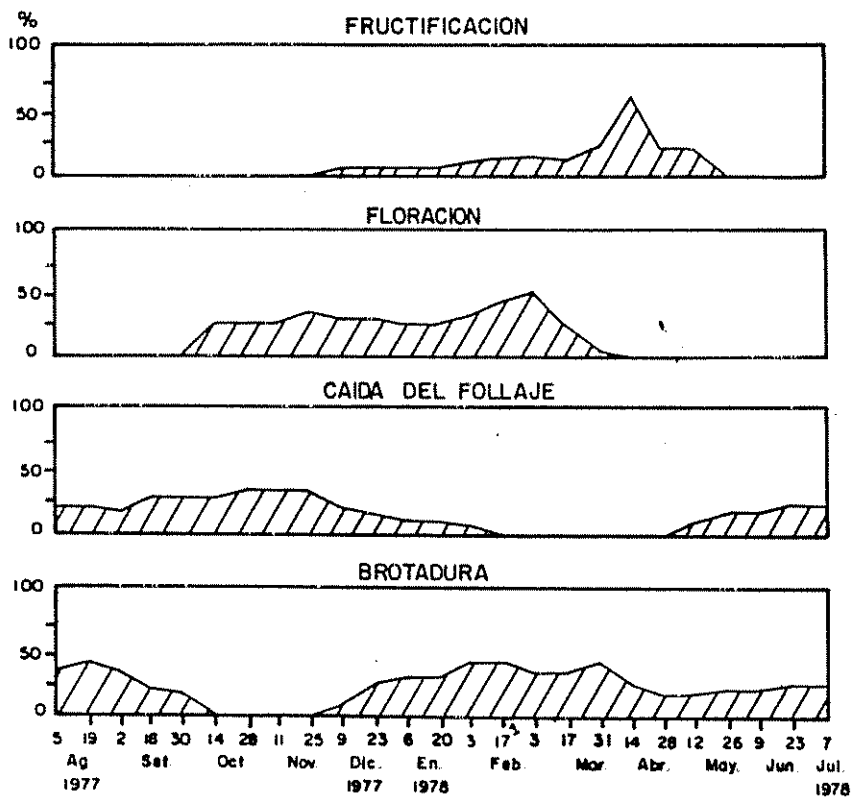


Fig.23A Dendrofenograma de *Lactisema aggregatum* (Berg.) Rusby.

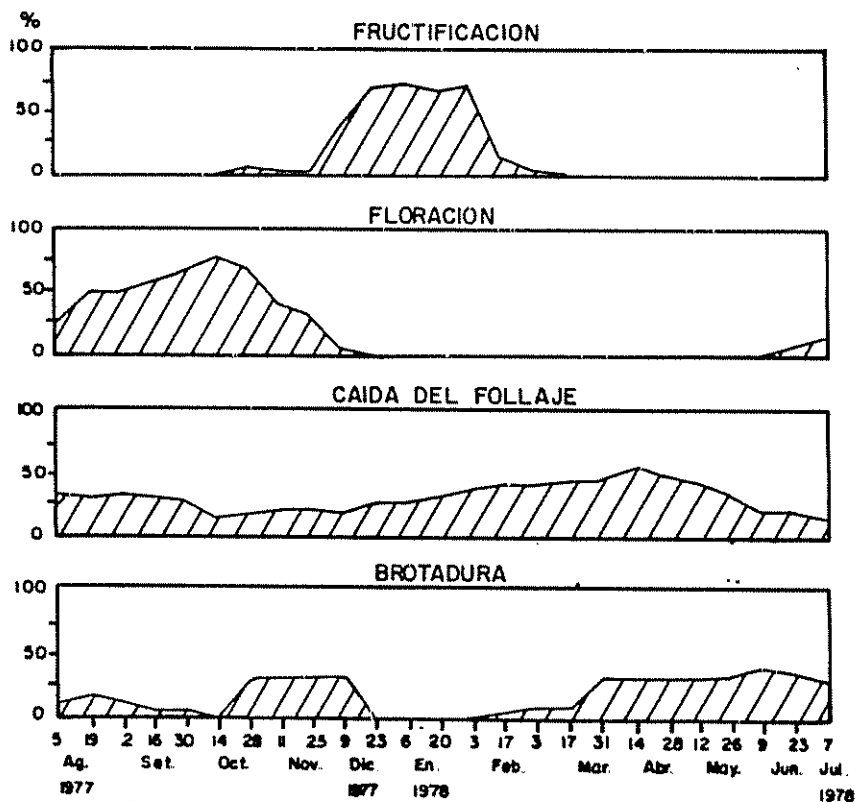


Fig.24A Dendrofenograma de *Miconia borealis* Gleason

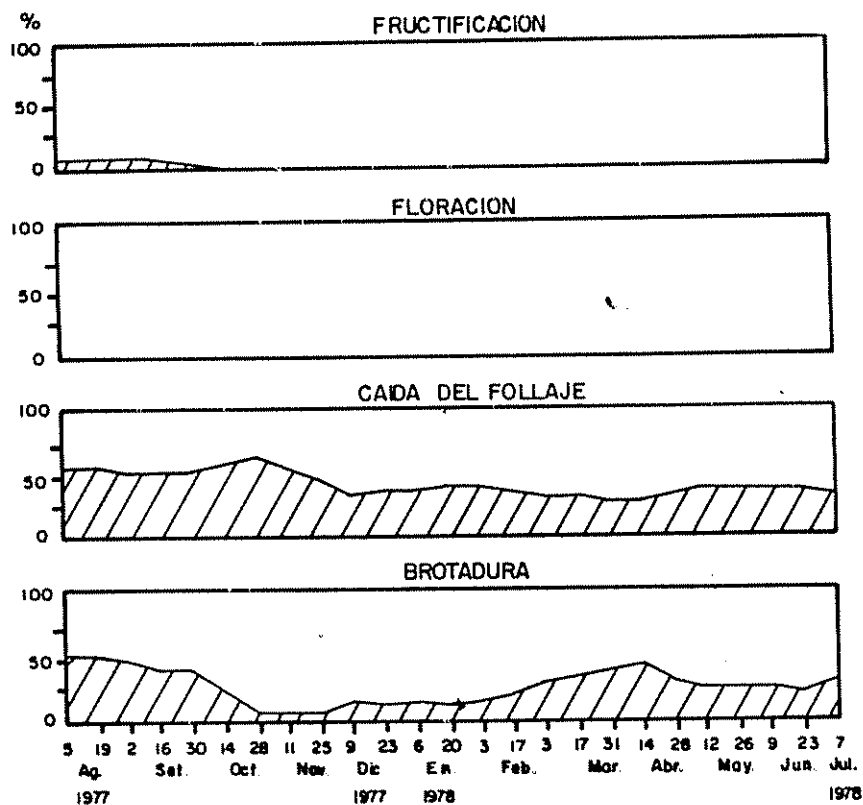


Fig. 25A Dendrofenograma de *Ocotea cooperi* C. K. Allen.

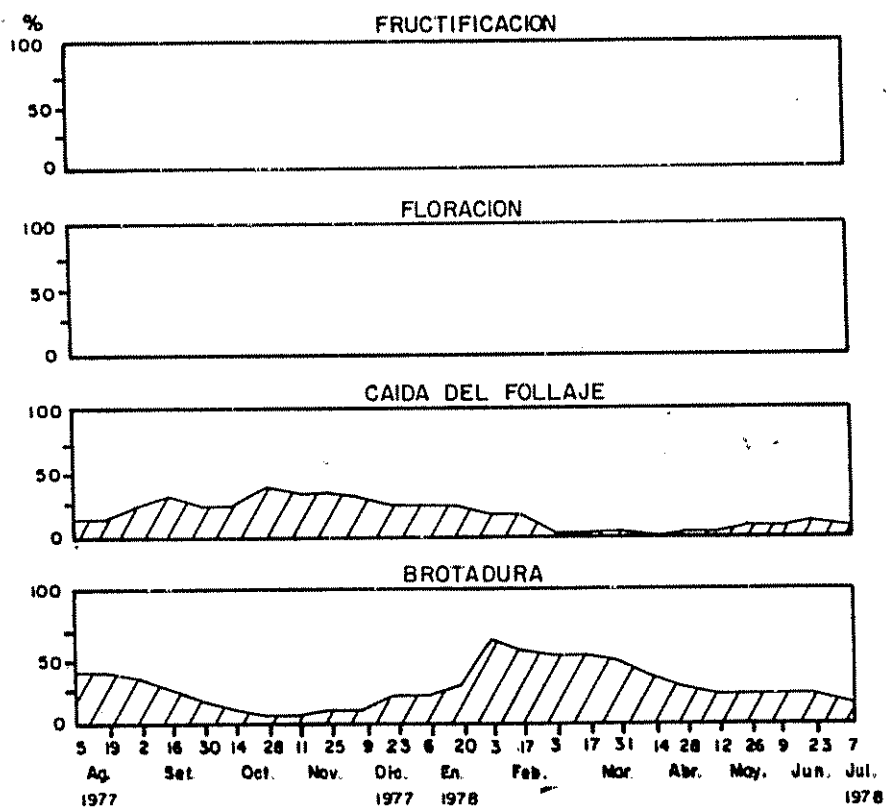


Fig. 26A Dendrofenograma de *Ocotea dendrodaphne* Mez.

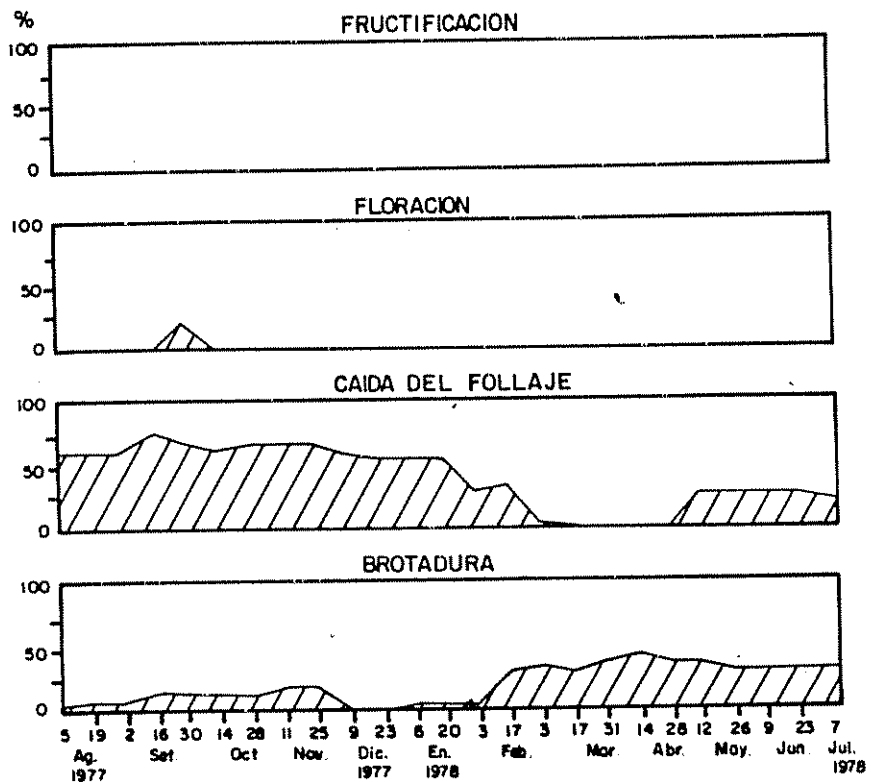


Fig.27A Dendrofenograma de *Ocotea nicaraguensis* Mez.

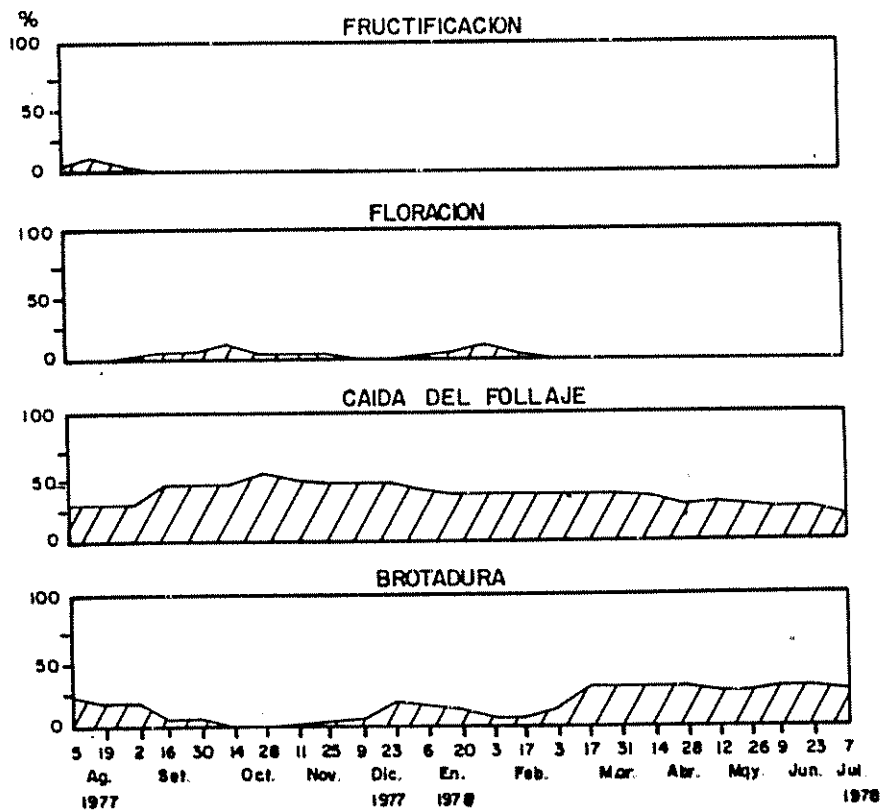


Fig.28A Dendrofenograma de *Ocotea* sp. (Ira café)

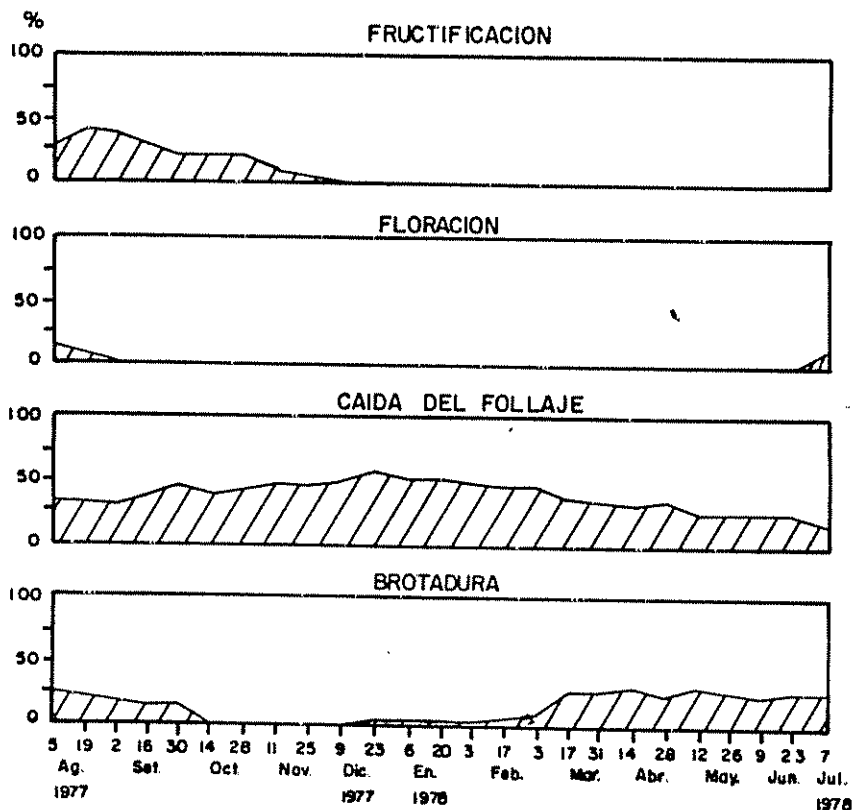


Fig.29A Dendrofenograma de *Ocotea sp.* (Quizarrá verde)

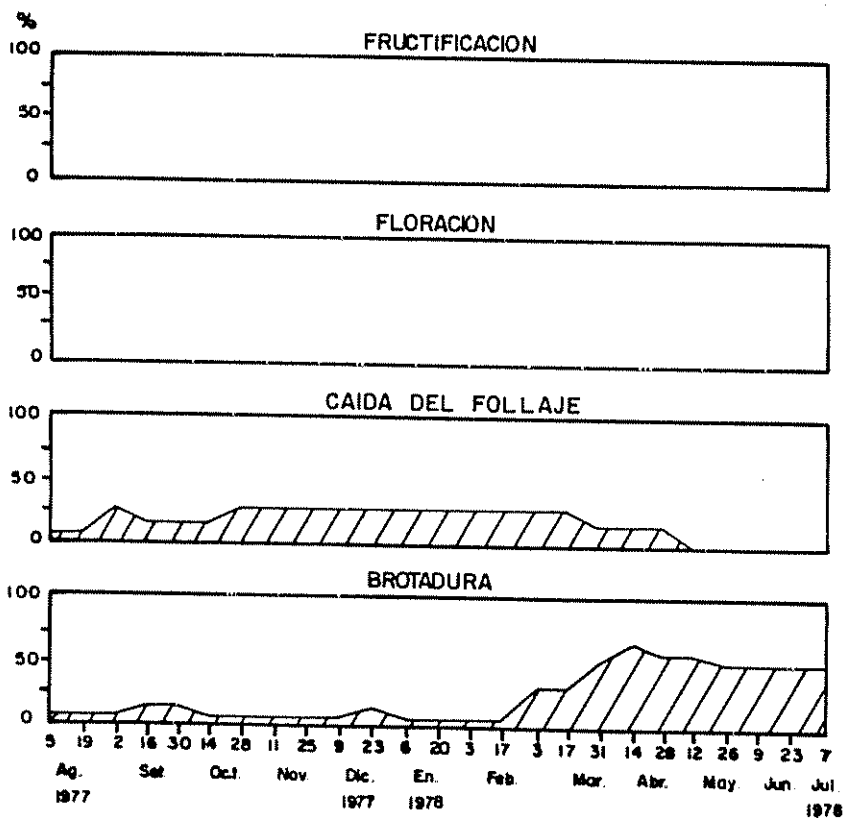


Fig.30A Dendrofenograma de *Phoebe acuminatissima* Lundell

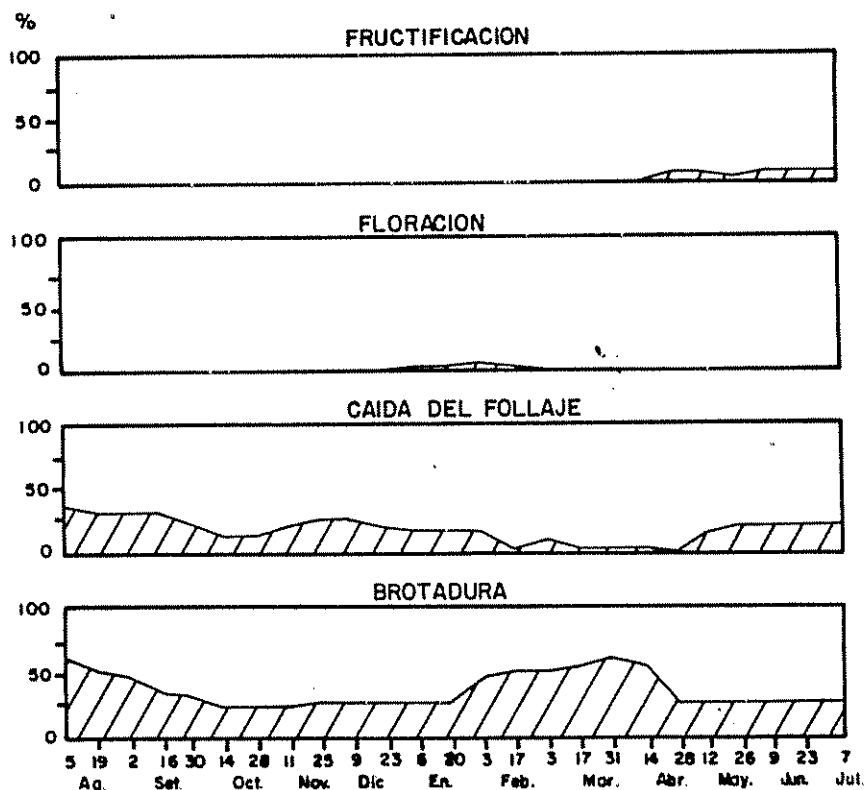


Fig.31 A Dendrofenograma de Pourouma áspera Trécul.

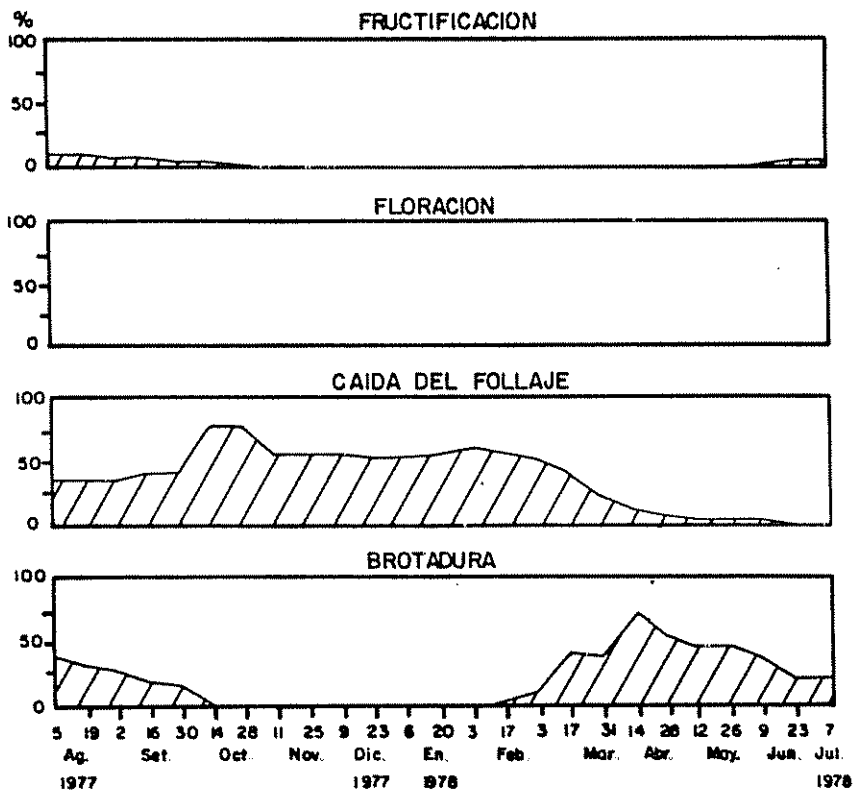


Fig.32 A Dendrofenograma de Protium costaricense (Rose) Engler.

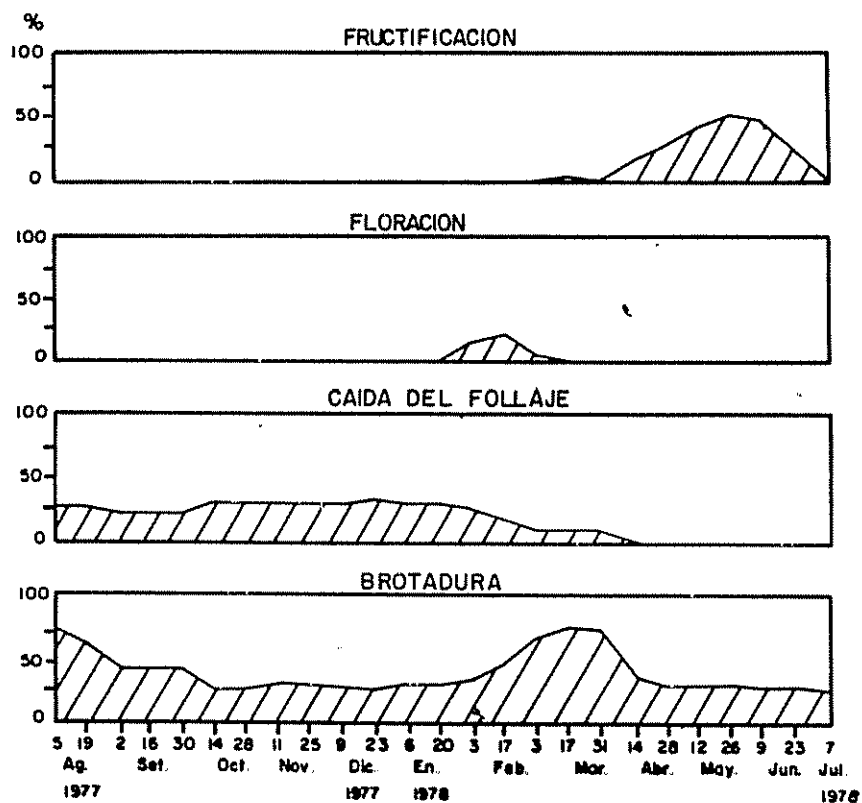


Fig.33A Dendrofenograma de Pseudolmedia malacocarpa Standl. et L. Wms.

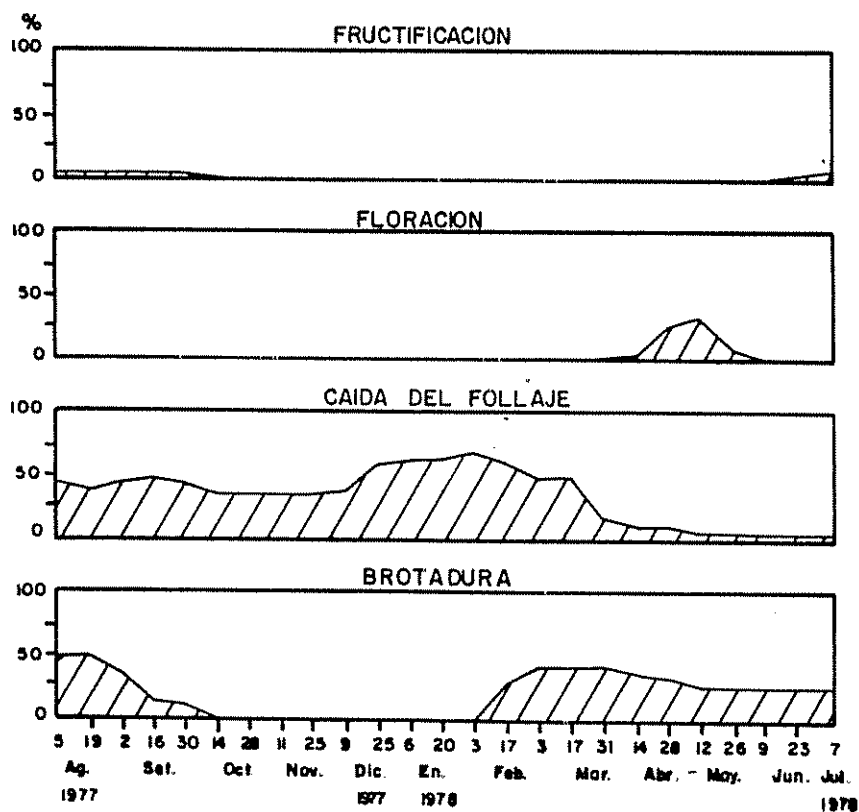


Fig.34 A Dendrofenograma de Rollinia microsepala Standl.

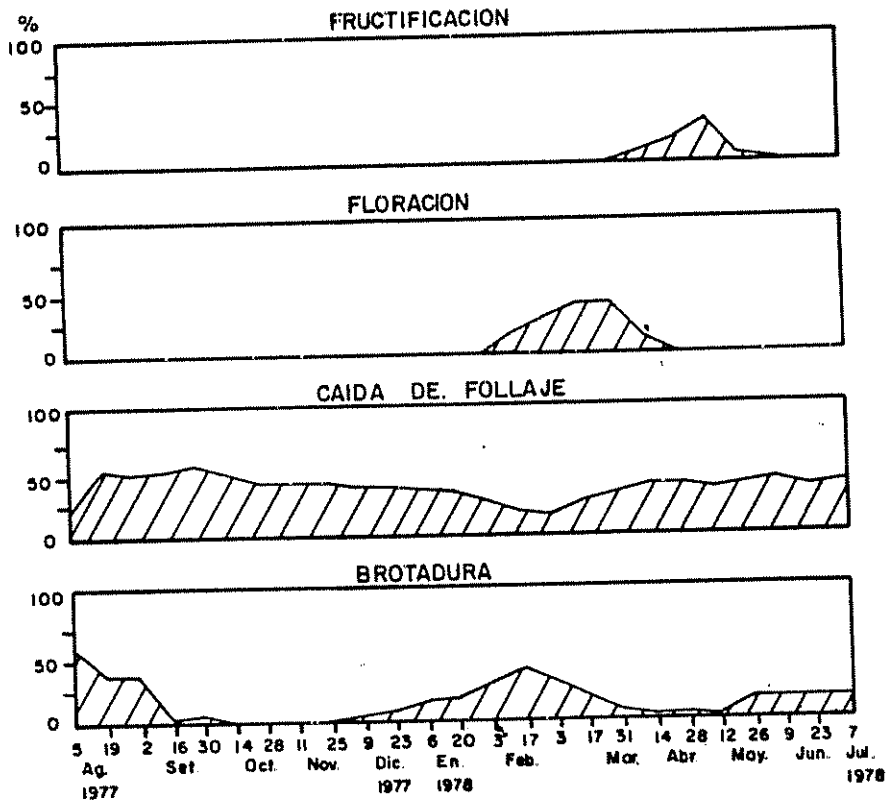


Fig. 35A Dendrofenograma de *Simarouba amara* Aubl.

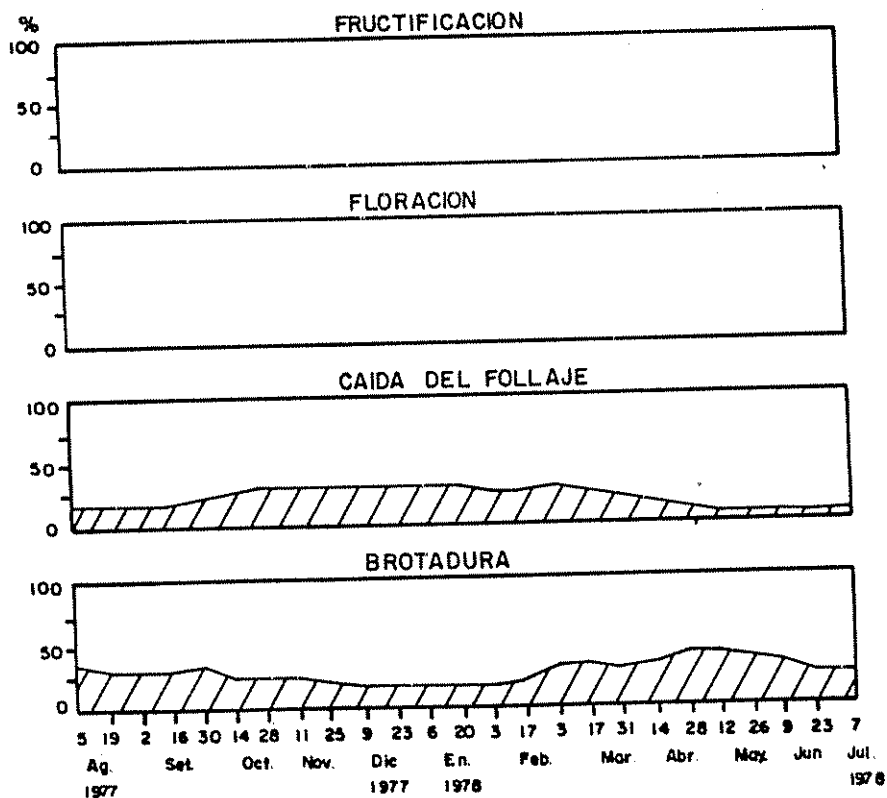


Fig. 36A Dendrofenograma de *Sorocea* sp.

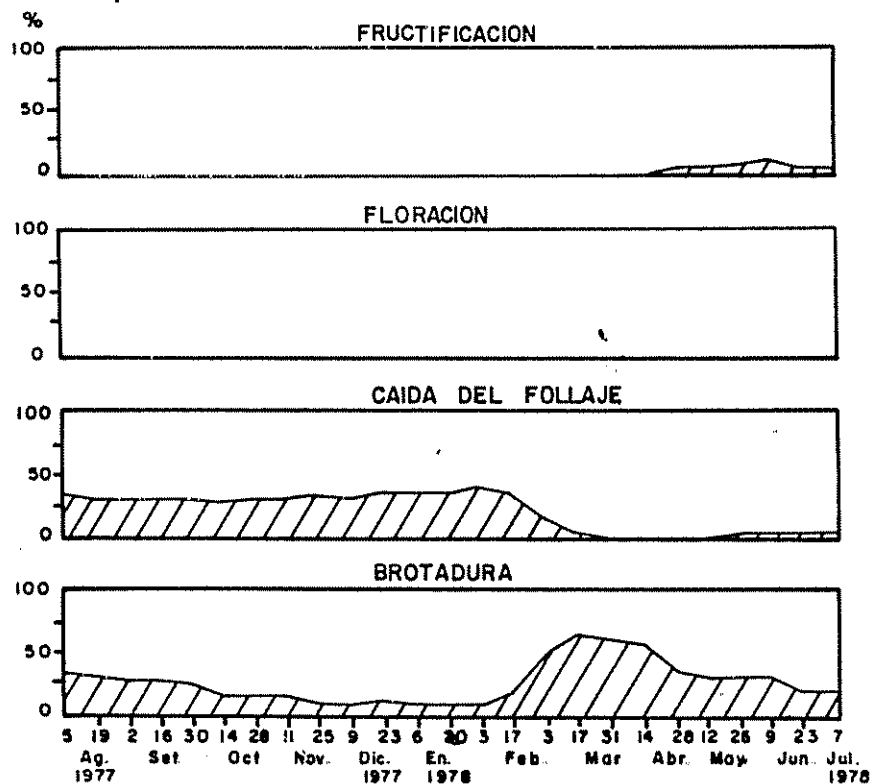


Fig.37A Dendrofenograma de *Tapirira brenesii* Standl.

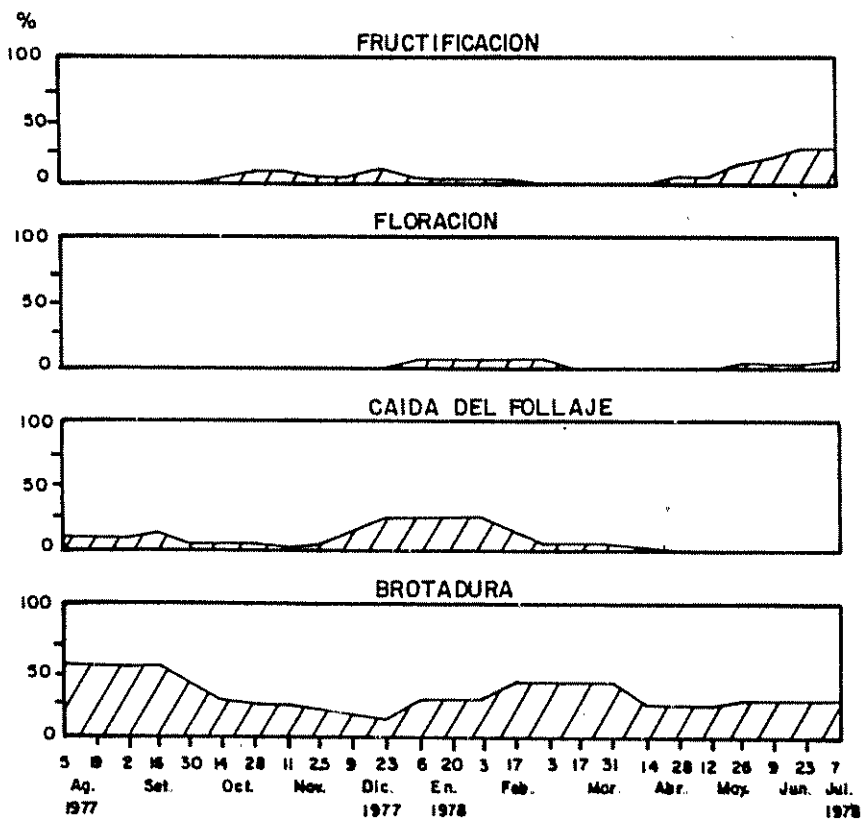


Fig.38A Dendrofenograma de *Unonopsis aff. panamensis* R.E. Fries

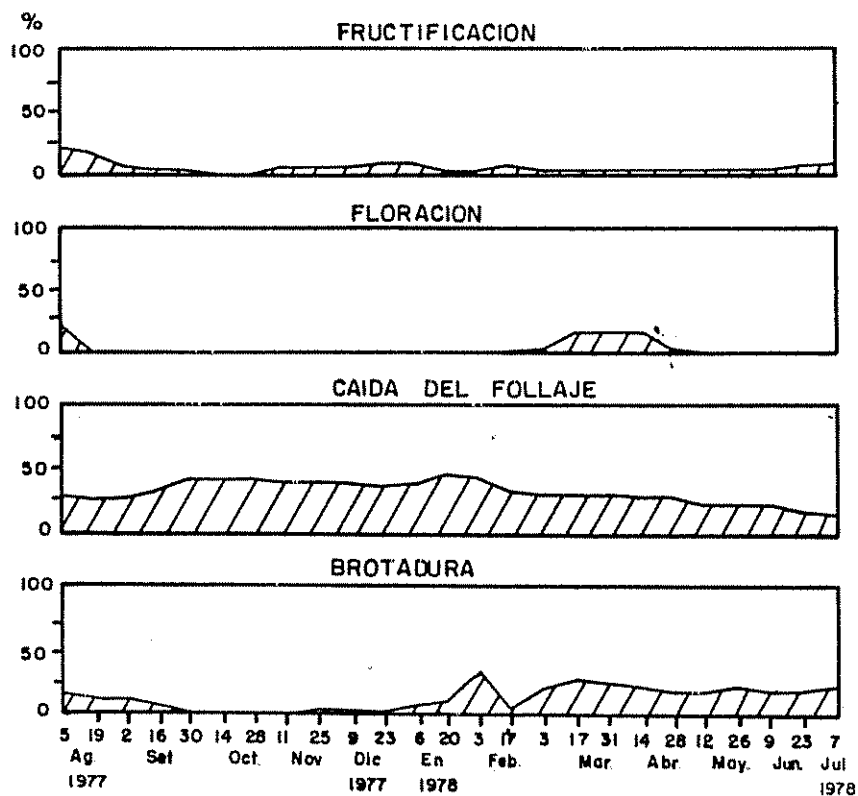


Fig.39A Dendrofenograma de Virola Koschnyi Warb.

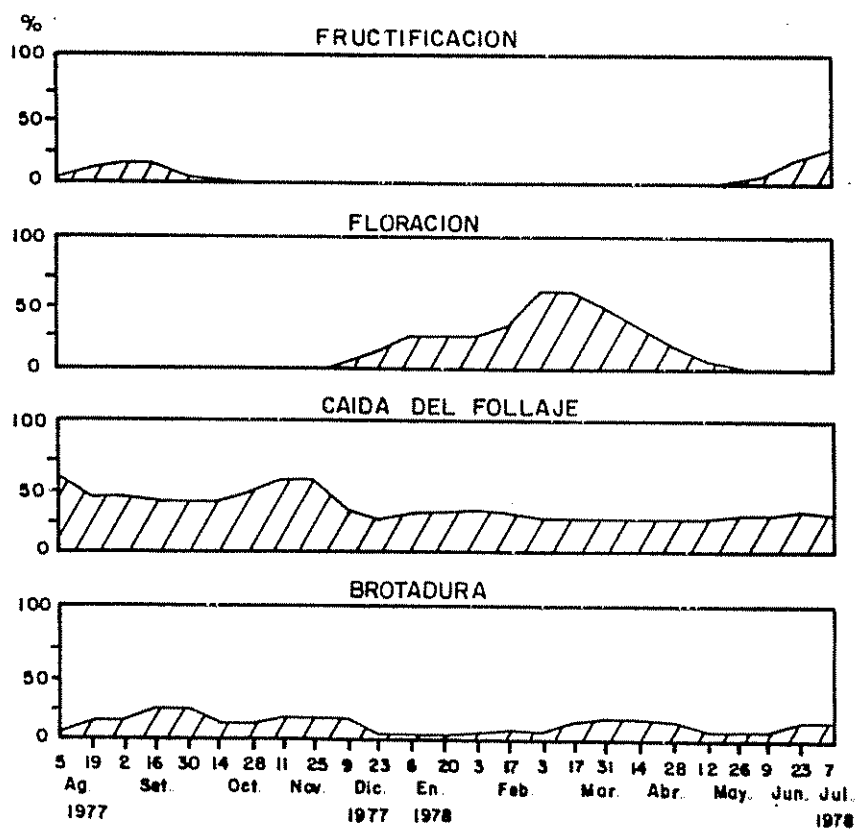


Fig.40A Dendrofenograma de Virola sebifera Aubl.